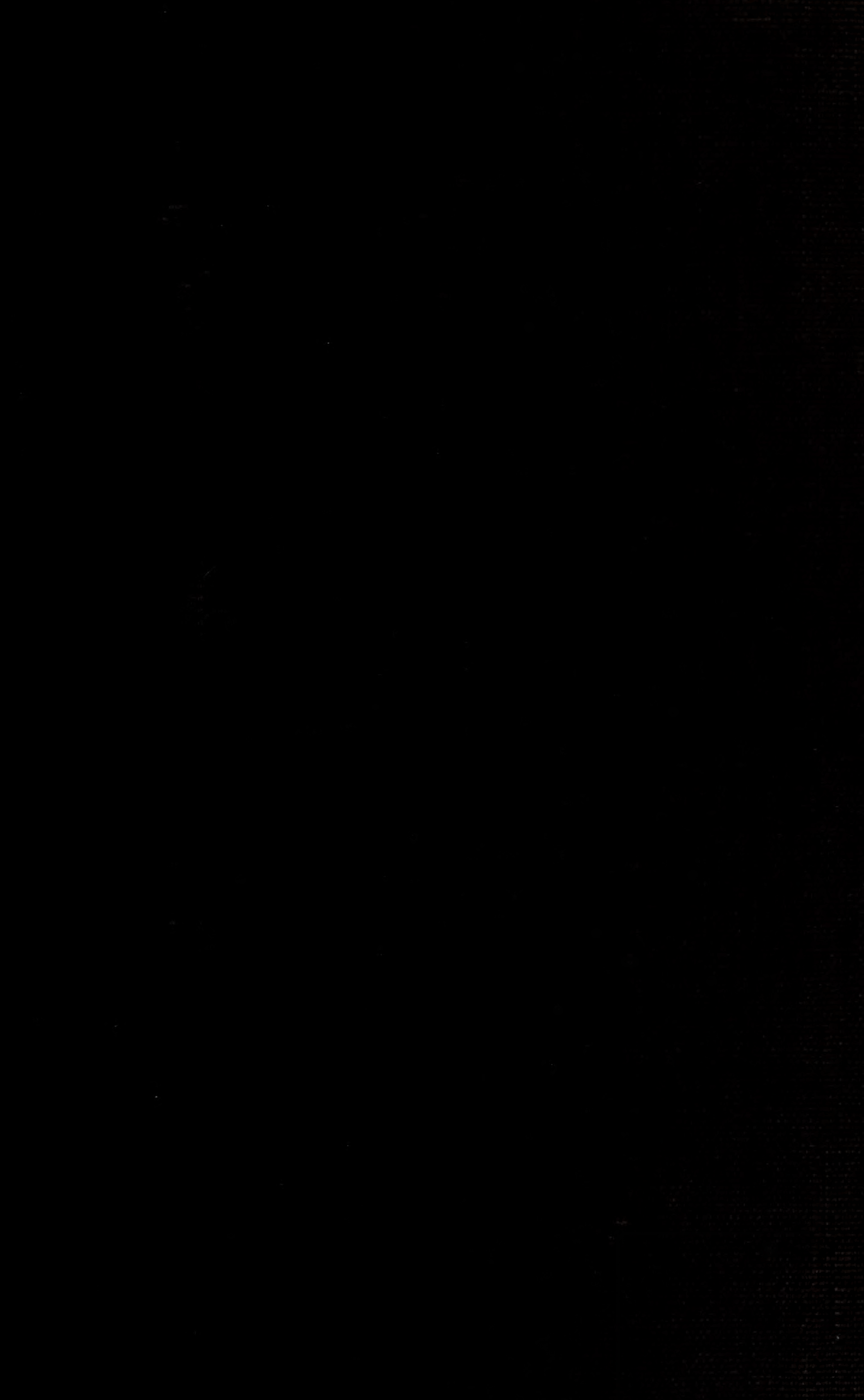


REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 49

Avec 5 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1942

TABLE DES MATIÈRES
du Tome 49

Fascicule 3. Septembre 1942.

Fascicule 4. Décembre 1942.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 49, nº 1. — Février 1942.

Beiträge zur Kenntnis der Insectivorenfamilie Chrysochloridae

von

L. FORCART

Naturhistorisches Museum Basel.

Mit 2 Textabbildungen.

Anlässlich der systematischen Revision der Insectivoren des Basler Naturhistorischen Museums konnten, auf Grund des verhältnismässig reichhaltigen Materials der sonst in zoologischen Sammlungen nur vereinzelt vorhandenen Vertreter der Familie *Chrysochloridae*, die nachfolgenden Beiträge zur systematischen Unterteilung dieser Familie mitgeteilt, sowie ein neues Subgenus und eine neue Art beschrieben werden.

Roberts 1924 unterteilte die Familie *Chrysochloridae* in die Genera *Chrysochloris* Lacépède 1799, *Eremitalpa* Roberts 1924, *Chrysotricha* Broom 1907, *Neamblysomus* Roberts 1924, *Amblysomus* Roberts 1924, *Chlorotalpa* Roberts 1924, *Betamiscus* Cope 1892 und *Chrysospalax* Gill 1884.

Wie schon Thomas u. Schwann (1906, S. 163) feststellten, fällt *Bematiscus* Cope (Genotypus: *Chrysochloris villosa* Smith) in die Synonymie von *Chrysospalax* Gill (Genotypus: *Chr. trevelyani* Günther). Roberts (1924, S. 64) gab folgende Unterscheidungsmerkmale des Genus *Chrysospalax* von dem Genus *Betamiscus*: „Very similar to the preceding genus, but differing in being still larger, with even more broadly developed posterior zygomatic plates, and with the hair altogether harsher in texture". Diese Differenzen sind gute Artunterschiede; sie berechtigen jedoch nicht zu einer generischen Abtrennung.

Die westafrikanische Art *Chrysochloris leucorhina* Huet wurde von Roberts 1924 bei seiner Unterteilung der *Chrysochloridae* nicht berücksichtigt. Diese Art ist deswegen in keinem seiner Genera unterzubringen. Nach dem Gebiss und nach der Schädelform steht *Chr. leucorhina* dem Genus *Chrysochloris* Lacépède (Genotypus: *Chrysochloris capensis* Lacépède, 1799 = *Talpa asiatica* Linnaeus, 1758) am nächsten; sie

unterscheidet sich aber von den Vertretern dieses Genus durch das Fehlen der blasenförmigen Ausbuchtung im hinteren Teil der Schläfengrube. Die Gruppe von *Chrysochloris leucorhina* Huet stelle ich daher als neues Subgenus, das ich, nach dem Verfasser der Monographie von *Chr. leucorhina*, *Huetia* benenne, in das Genus *Chrysochloris* Lacépède.

Die von ROBERTS 1924 als selbständige Genera aufgefassten *Eremitalpa* (Genotypus: *Chrysochloris granti* Broom) und *Chrysotricha* (Genotypus: *Chrysochloris obtusirostris* Peters) haben mit *Chrysochloris* s. s. die folgenden Eigenschaften gemeinsam: Die unteren Molaren haben keine Talonide. Der Schädel ist gedrungen;

$$\text{der Schädelindex}\left(=\frac{\text{Grösste Schädelbreite}\times 100}{\text{Grösste Schädellänge}}\right)\text{ ist über 68.}$$

Auf Grund dieser weitgehenden Übereinstimmung stelle ich *Eremitalpa* und *Chrysotricha* ebenfalls als Subgenera in das Genus *Chrysochloris*.

Auf Grund dieser Abänderungen erhalten wir die folgende Unterteilung der Familie *Chrysochloridae*:

Genus *Chrysochloris* Lacépède, 1799.

Genotypus: *Chrysochloris capensis* Lacépède, 1799 (= *Talpa asiatica* Linnaeus, 1758), Monotypus.

Subgenus *Chrysochloris* s. s.

Subgenus *Eremitalpa* Roberts, 1924.

Genotypus: *Chrysochloris granti* Broom, 1907, Monotypus.

Subgenus *Chrysotricha* Broom, 1907.

Genotypus: *Chrysochloris obtusirostris* Peters, 1852, Monotypus.

Subgenus *Huetia* subgen. nov.

Genotypus: *Chrysochloris leucorhina* Huet, 1885.

Genus *Neamblysomus* Roberts, 1924.

Genotypus: *Chrysochloris gunningi* Broom, 1908, Monotypus.

Genus *Amblysomus* Pomel, 1848.

Genotypus: *Chrysochloris hottentotus* Smith, 1829, Monotypus.

Genus *Chlorotalpa* Roberts, 1924.

Genotypus: *Chrysochloris duthiae* Broom, 1907, Monotypus.

Genus *Chrysospalax* Gill, 1883.

Genotypus: *Chrysospalax trevelyani* Günther, 1875, Monotypus.

Diese Genera und Subgenera lassen sich nach der folgenden Tabelle bestimmen:

1. Die unteren Molaren haben keine Talonide 2
— Die unteren Molaren haben Talonide 6

2. Mandibulare mit 10 Zähnen 3
— Mandibulare mit 9 Zähnen . . . . Subgenus *Chrysotricha*

3. Schädelindex über 68 4
— Schädelindex unter 68 . . . . Genus *Neamblysomus*

4. Hinterer Teil der Schläfengrube mit einer blasenförmigen Ausbuchtung. . . . . . Subgenus *Chrysochloris* s.s.
— Schläfengrube ohne blasenförmige Ausbuchtung . . . 5

5. Schädelindex über 80; die vierte Klaue des Vorderfusses nur wenig kürzer als die erste Klaue . Subgenus *Eremitalpa*
— Schädelindex unter 80; die vierte Klaue des Vorderfusses viel kürzer als die erste Klaue . . . Subgenus *Huetia*

6. Das Gebiss besteht aus 36 Zähnen. . . Genus *Amblysomus*
— Das Gebiss besteht aus 40 Zähnen. 7

7. Arcus zygomaticus hinten stark verbreitert, die Schädeldecke teilweise überdeckend . . . . Genus *Chrysospalax*
— Arcus zygomaticus hinten nicht stark verbreitert, die Schädeldecke nicht überdeckend . . . Genus *Chlorotalpa*

Im Basler Naturhistorischen Museum sind die folgenden Arten vertreten:

Chrysochloris (Chrysotricha) obtusirostris Peters, 1852.

Nr. 1732 ♂ (in Alkohol) mit Schädel Nr. 9409. Fundort: Süd-Moçambique, Chikoumbane bei Schai Schai. Geschenk von Dr. A. Sechehaye, 1913.

Chrysochloris (Huetia) leucorhina leucorhina Huet, 1885.

Nr. 5235 ♀ (in Alkohol) mit Schädel Nr. 9408. Fundort: Belgisch Kongo, Distr. Unter-Kongo, Masinga Savane, VII.1937. Geschenk von Dr. C. R. Hoffmann, 1939.

Chrysochloris (Huetia) leucorhina congica Thomas, 1910.

Nr. 3825 ♂ (Balg), Nr. 3826 ♂ (Balg) und Nr. 3827 ♀ (Balg). Fundort: Belgisch Kongo, Distr. Kassai, Luluabourg, 620 m ü. M., 15.II.1924. Kauf von Pater R. Callewaert, St. Joseph Mission in Luluabourg, 1924.

Anmerkung: Die von Thomas (1910, S. 84) als selbständige Art beschriebene *Chr. congica* wird, wegen der weitgehenden Übereinstimmung, als Unterart zu *Chr. leucorhina* gestellt.

Neamblysomus luluanus spec. nov.

Nr. 3828 (Balg) mit Schädel Nr. 7715, Holotypus. Fundort: Belgisch Kongo, Distr. Kassai, Luluabourg, 620 m ü. M., 17.II.1925. Kauf von Pater R. Callewaert, St. Joseph Mission in Luluabourg, 1925.

D i a g n o s e : Eine kleine, spitzschnauzige Art. Fellfärbung des getrockneten Balges am Rücken, auf den Seiten und am Bauch silbergrau, mit bräunlichem Schimmer. Schnauze, Wangen und Vorderteil des Rumpfes bis zu den Vorderextremitäten gelblich-



a) Abb. 1. *b*)

Balg von *Neamblysomus luluanus* spec. nov. (nat. Gr.).
a) Dorsalansicht. *b*) Ventralansicht.

weiss, mit unsymmetrischer Abgrenzung gegen die silbergraue Rumpffärbung. Bei dem Holotypus ist rechts ein silbergrauer Stirnfleck vorhanden. Unterseite des Kopfes und Brust gleichfalls

gelblichweiss gefärbt, mit unsymmetrischer Begrenzung gegen die silbergraue Bauchfärbung.

Die Grabklauen der Vorderextremitäten sind, gegenüber anderen Arten, schwach ausgebildet.

Das Gebiss besteht aus 38 Zähnen in folgender Zusammensetzung:

$$\text{I. } \frac{3-3}{3-3}, \quad \text{C. } \frac{1-1}{1-1}, \quad \text{PM. } \frac{3-3}{3-3}, \quad \text{M. } \frac{2-2}{3-3} .$$

Die beiden ersten unteren Praemolaren haben ein deutliches Talonid; am dritten unteren Praemolar ist das Talonid nur als schwacher Höcker entwickelt, und den unteren Molaren fehlt es vollständig.

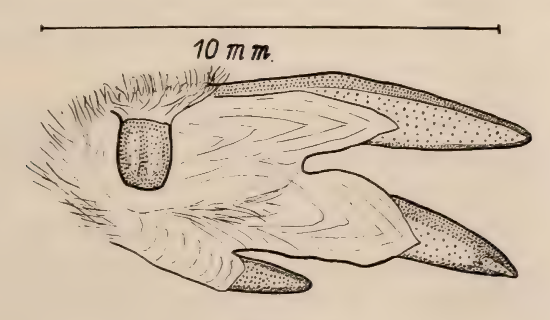


ABB. 2.

Ventralansicht des rechten Vorderfusses von *Neamblysomus luluanus* spec. nov. (× 6).

M a s s e : Der Sammler notierte, wahrscheinlich vom frisch getöteten Tier, folgende Masse: Kopf- + Rumpflänge 100 mm, Fuss 9 mm. Der bei der Präparation stark gestreckte Balg misst: Kopf- + Rumpflänge 120 mm, Hinterfuss 11 mm, Nasenlänge 4,5 mm und Nasenbreite 5 mm.

Die Klauen der Vorderfüsse haben folgende Masse: Erste Klaue, Länge 2,6 mm, Breite 0,7 mm; zweite Klaue, Länge 4,5 mm, Breite 1,2 mm; dritte Klaue, Länge 8,5 mm, Breite 1,7 mm; vierte Klaue, Länge 1,8 mm, Breite 1,2 mm.

Der nur in seinem vorderen Teil erhaltene Schädel misst: Länge der oberen Zahnreihe 8,4 mm, Länge der unteren Zahnreihe 7,8 mm und grösste Gaumenbreite 4 mm.

Herr Dr. J. HÜRZELER hatte die Liebenswürdigkeit, die Schädel von *Neamblysomus luluanus* spec. nov. und *Chrysochloris (Huetia) leucorhina leucorhina* Huet eingehend miteinander zu vergleichen,

wofür ihm der verbindlichste Dank ausgesprochen sei. Er stellte die folgenden osteologischen Differenzen zwischen diesen beiden Arten fest:

1. Mandibulare: Die Mandibeln von *N. luluanus* sind grösser und die Kieferknochen sind robuster als diejenigen von *Chr. leucorhina.* Der letzte Molar von *Chr. leucorhina* hat einen „Talonid"-Hügel, der bei *N. luluanus* fehlt. Der vorderste Praemolar ist bei *N. luluanus* kleiner als bei *Chr. leucorhina.*

2. Maxillare: *N. luluanus* hat einen Molar weniger als *Chr. leucorhina.* Die Knospe (= ? Hypoconid) am Innenabhang des Innenhügels der Molaren ist bei *N. luluanus* bedeutend weniger gut ausgebildet als bei *Chr. leucorhina.* Die Aussenhügel der oberen Molaren von *N. luluanus* stehen eng zusammen, diejenigen von *Chr. leucorhina* sind stark gespreizt.

Amblysomus hottentotus hottentotus (Smith, 1829).

Nr. 422 (Balg) mit Schädel Nr. 9410. Fundort: Südafrika, Kapland. Kauf 1838.

Amblysomus hottentotus longiceps (Broom, 1907).

Nr. 4048 (montierter Balg) mit Schädel Nr. 8089. Fundort: Transvaal, Ermelo. Geschenk von Frl. Dr. M. Henrici, 1928.

LITERATUR.

1907. Broom, R.: *A contribution to the knowledge of the Cape Golden Moles.* Trans. S. Afr. philos. Soc., 18, S. 281-311.

1908. —— *Further observations on the Chrysochloridae.* Ann. Transv. Mus., 1, S. 14-16.

1885. Huet, M.: *Note sur une espèce nouvelle de Chrysochlore de la côte du golfe de Guinée et sur les Insectivores du même genre faisant partie de la collection du Muséum d'Histoire naturelle.* Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, (2) 8, S. 1-16, Taf. 1.

1924. Roberts, A.: *Some additions to the list of South African Mammals.* Ann. Trans. Mus., 10, S. 59-76.

1906. Thomas, O. u. Schwann, H.: IV. *List of Mammals obtained by Mr. Grant at Knysna.* Proc. Zool. Soc. London, S. 159-168.

1910. Thomas, O.: *New African Mammals.* Ann. nat. Hist., (8) 5, S. 83-92.

Tome 49, nº 2. — Février 1942.

Araignées myrmécomorphes du Congo belge

par

R. de LESSERT

Avec 10 figures dans le texte.

Parmi les Araignées du Congo belge dont M. le Dr H. Schouteden, directeur du Musée de Tervueren, a bien voulu me confier l'étude [1], figurent trois espèces dont la ressemblance avec les Fourmis est frappante: *Myrmarachne milloti* Less., *M. foenisex* Simon, *Depreissia myrmex* Less.

En décrivant, en 1927, dans le Bulletin de la Société entomologique de France (p. 52) une curieuse Araignée de la famille des *Clubionidae*, *Anatea formicaria*, l'éminent arachnologue français Berland écrivait: « On connaît déjà un bon nombre d'Araignées qui ressemblent plus ou moins étroitement à des Fourmis, certaines d'entre elles au point de tromper même de bons observateurs. Ces Araignées ne sont pas réparties au hasard dans la classification; elles se trouvent surtout dans deux familles: les *Clubionidae* et les *Salticidae* et, dans celles-ci, sont à peu près localisées dans des groupes bien déterminés; ces groupes ont acquis la propriété de ce mimétisme particulier qui est devenu en quelque sorte leur privilège sans d'ailleurs qu'on en connaisse d'une façon précise l'origine et le but. Les observations sur le vivant de ces Araignées sont rares, mais on sait que certaines vivent au voisinage ou à l'intérieur des fourmilières de telle sorte qu'il serait certainement excessif d'attribuer au simple hasard, comme l'ont fait certains auteurs, cette rencontre et cette ressemblance parfois étonnante. »

Il n'y a pas seulement entre Araignées et Fourmis une similitude de couleur et de forme, mais encore un singulier mimétisme d'allures, dans la démarche, le jeu des membres, les caresses des pattes [2].

---

[1] Voir Rev. Zool. Bot. Afr., 1935, vol. 27, fasc. 3, pp. 326-332; 1938, vol. 30, fasc. 4, pp. 424-457; 1939, vol. 32, fasc. 1, pp. 1-13.
[2] *Cf.* Forel, A., *Le Monde social des Fourmis*, vol. 2, p. 77, 1922.

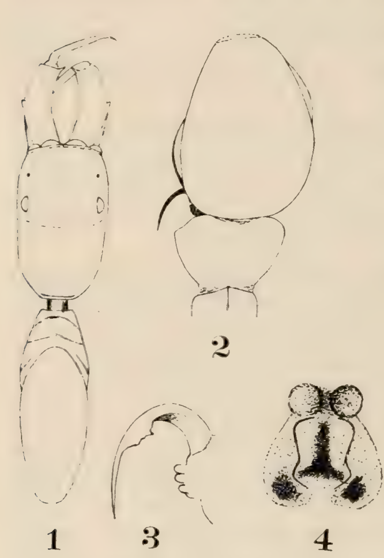
SALTICIDAE PLURIDENTATI.

Genre Myrmarachne Mac Leay 1839.

1. *Myrmarachne milloti* n. sp.

(Fig. 1 à 4.)

♀: Céphalothorax et pattes-mâchoires brun noirâtre. Chélicères, pièces buccales, sternum d'un brun plus clair. Pattes jaune testacé, tachées et teintées de brun-noir comme suit: pattes I, fémurs et métatarses brun-noir, tibias presque entièrement brun-noir; pattes II et III, fémurs teintés ou rayés de brun-noir; pattes IV, articles teintés de brun-noir, sauf les trochanters et les tarses (le contraste entre les parties claires et obscures est plus marqué chez le ♂ que chez la ♀). Abdomen noir, orné de deux taches marginales antérieures obliques, suivies en arrière de chevrons clairs indistincts. Région ventrale gris testacé, coupée d'une bande longitudinale noirâtre. Pubescence formée de poils blancs, simples, espacés.



Myrmarachne milloti n. sp.

Fig. 1. ♂. Corps. — Fig. 2. ♂. Patte-mâchoire gauche, face supérieure. — Fig. 3. ♂. Apophyse tibiale. — Fig. 4. ♀. Epigyne (sous liquide).

Céphalothorax (fig. 1) finement chagriné, presque deux fois plus long que large, avec la région thoracique convexe, de même largeur que la région céphalique, plus courte et séparée de cette dernière, qui est presque plane, par une dépression peu accusée. Groupe oculaire un peu plus large que long, aussi large en arrière que la région céphalique (un peu plus étroit chez le ♂).

Sternum plus de deux fois plus long que large, à bords presque parallèles (non rétréci entre les hanches II, puis dilaté en arrière, ensuite brusquement effilé comme chez *M. foenisex* par exemple).

Tibias I pourvus de 5-5 épines inférieures couchées, métatarses I armés en dessous de 2-2 épines.

Epigyne (fig. 4) creusé d'une fossette longitudinale mal définie, arrondie en avant, un peu rétrécie en arrière.

Longueur totale, 5,5 mm.; longueur du céphalothorax, 2,3 mm.

♂: Coloration comme chez la ♀, avec les parties obscures des pattes plus nettes.

Chélicères incurvées, deux fois environ plus courtes que le céphalothorax, planes et striées en dessus, leur bord externe caréné dans la moitié basale et muni d'une dent submédiane. Marge supérieure présentant une dent spiniforme surélevée à la base du crochet et quatre dents plus petites; marge inférieure munie de 5 à 6 dents. Crochet légèrement sinueux, inerme.

Pattes-mâchoires (fig. 2). Tibia cupuliforme, d'un tiers plus large que long, avec le bord externe anguleux, l'interne arrondi. Angle antéro-externe du tibia muni d'une apophyse spiniforme, recourbée en arrière en forme de griffe, pourvue de denticules obtus à sa base et, vers le milieu de sa longueur, d'une dilatation dentée (fig. 3). Tarse deux fois plus long que le tibia, plus long que large. Bulbe circulaire, entouré d'un stylus noir enroulé trois fois lui-même et atteignant presque l'extrémité du rostre qui est trois fois plus court que le bulbe.

Abdomen présentant deux scutums (dont un petit antérieur) finement striés.

Longueur totale, 4 à 4,7 mm.; longueur du céphalothorax, 2 à 2,2 mm.

H a b i t a t : Kivu, Tschibuida (♂♀, types, XI) (L. BURGEON).

M. milloti est caractérisée par ses chélicères dentées sur le bord externe, l'apophyse tibiale des pattes-mâchoires en forme de griffe chez le ♂, le céphalothorax relativement peu allongé, à bords presque parallèles, le pédicule court chez la ♀. Très voisine de *M. lesserti* Lawrence [1] de Durban (Natal), dont elle diffère par sa taille plus réduite, les chélicères incurvées, la dent antérieure des chélicères plus grêle, les épines tibiales au nombre de 5-5, le tibia des pattes-mâchoires plus large que long.

M. milloti se différencie de *M. electrica* (Peckham) [2] de Madagascar, dont le bord externe des chélicères est également denté chez le ♂, par la forme de l'apophyse tibiale des pattes-mâchoires et de *M. eumenes*

---

[1] Ann. Natal Museum, vol. 8, P. 3, p. 521, fig. 39, 1938.
[2] Occ. Papers Nat. Hist. Wisconsin, vol. 2, p. 25, pl. 1, fig. 3, 1892.

Simon [1], de Nossi-Bé, par l'absence de la dent basale des chélicères chez le ♂, le pédicule court, l'apophyse tibiale des pattes-mâchoires.

2. *Myrmarachne foenisex* Simon 1909.

(Fig. 5.)

M. foenisex. Simon: Ann. Mus. civ. Genova, vol. 44, p. 415, 1909; Giltay: Rev. Zool. Bot. Afr., vol. 18, I, p. 3, fig. 3-4, 1929; Berland et Millot: Mém. Mus. nat. Hist. nat., N.S., vol. 12, fasc. 2, p. 406, fig. 96, 1941.

J'ai eu l'occasion d'examiner une des ♀ que Collart a capturées à Stanleyville sur le nid d'*Oecophylla longinoda* (Latr.) (Fourmis) et dont parle Giltay *(loc. cit.)*.



Fig. 5.
Myrmarachne foenisex Simon ♀.

Le regretté arachnologue belge a constaté que la ressemblance mimétique de l'Araignée et de la Fourmi est étonnante. *M. foenisex* vit en abondance sur le nid même des *Oecophylla*. La femelle y tisse ses cocons en une soie blanche qui réunit intimément les feuilles dont les *Oecophylla* font également leur nid [2].

Notre ♀ (fig. 5) diffère un peu de la figure 96 a de Berland et Millot, notamment par la forme du céphalothorax. *M. foenisex* est voisine de *M. natalica* Less.[3], du Natal, dont elle se différencie par la présence de bandes transversales sur l'abdomen.

Habitat: Stanleyville (1 ♀, VII) (A. Collart). Sénégal, Guinée française, Congo français, Congo belge. Existe vraisemblablement dans toute la zone tropico-équatoriale de l'Afrique (Berland et Millot).

J'ai donné en 1925 [4] la liste des *Myrmarachne* africaines: il faut y ajouter *M. foreli* et *natali* Less.[5], *M. lesserti* Lawr. du Natal, ainsi que

---

[1] Ann. Soc. ent. Belgique, vol. 44, p. 405, 1900; *Hist. nat. Ar.*, vol. 2, p. 499, fig. 587-589, 1901.

[2] Wheeler (*Ants of the Belgian Congo*, Bull. Amer. Museum, vol. 45, p. 230, fig. 59, pl. 20, fig. 1 et 2, 1921-1922) donne de bonnes photographies du nid d'*Oecophylla longinoda* (Latr.).

[3] *Cf.* de Lessert, Rev. suisse Zool., vol. 32, p. 344, 1925.

[4] Rev. suisse Zool., vol. 31, p. 448, 1925.

[5] Rev. suisse Zool., vol. 32, pp. 342, 344, 1925.

les intéressantes formes recueillies en Afrique occidentale française, décrites et figurées d'une manière parfaite par Berland et Millot [1].

SALTICIDAE UNIDENTATI.

Genre Depreissia n. gen.

Genre voisin de *Leptorchestes* Thorell (*Unidentati*), dont il diffère par les yeux disposés sur quatre rangs, les yeux postérieurs situés dans la moitié postérieure du céphalothorax, les pièces buccales plus courtes.

1. *Depreissia myrmex* n. sp.

(Fig. 6 à 10.)

♂: Céphalothorax brun foncé, avec les yeux situés sur des taches noires. Pattes-mâchoires brunes. Pattes testacées, avec les hanches postérieures noirâtres, les fémurs obscurcis ainsi qu'une partie des patellas et tibias IV. Abdomen noir; région ventrale éclaircie.



Fig. 6. *Depreissia myrmex* n. sp. ♂.

Céphalothorax ponctué, presque deux fois plus long que large, à bords régulièrement incurvés, atténué en avant et en arrière où il présente deux dépressions obliques; bord postérieur relevé en pointe conique verticale (fig. 7).

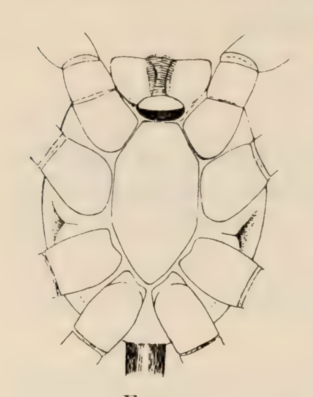
7 8

Depreissia myrmex n. sp. ♂.
Fig. 7. Céphalothorax de profil.
Fig. 8. Céphalothorax vu par-dessus.

Yeux disposés sur quatre rangs, comme chez les *Lyssomaneae* (*Pluridentati*) et les *Athameae* (*Fissidentati*). Premier rang formé de deux gros yeux (médians antérieurs) contigus, occupant toute la largeur du front. Deuxième rang très rapproché du premier, formé de deux yeux (latéraux antérieurs) séparés par un intervalle deux fois environ plus large que leur diamètre. Troisième rang deux fois plus rap-

[1] Mém. Muséum nat. Hist. nat., N.S., vol. 12, fasc. 2, pp. 403-412, 1941.

proché du deuxième rang que du quatrième, formé de deux yeux très petits. Yeux du quatrième rang submarginaux, situés dans la moitié postérieure du céphalothorax, formant, avec les yeux du premier rang, un trapèze presque deux fois plus étroit en avant que long (fig. 8).


FIG. 9.
Depreissia myrmex n. sp. ♂.
Sternum
et pièces buccales.

Bandeau très réduit. Sternum (fig. 9) étroit, deux fois plus long que large, atténué et triangulaire en arrière depuis les hanches III. Lames-maxillaires tronquéés carrément en avant, à peine plus longues que larges. Chélicères verticales; marge antérieure munie de trois dents spiniformes, subégales; marge postérieure pourvue d'une dent granuliforme, à peine visible.

Pattes-mâchoires (fig. 10). Tibia un peu plus court que la patella, avec l'angle postérieur externe prolongé, conique et présentant une apophyse apicale externe spiniforme, arquée, accolée au tarse. Tarse plus long que large, légèrement anguleux en dessus, terminé en rostre d'un cinquième plus court que l'article. Bulbe fauve, circulaire, entouré d'un stylus noir et muni, dans la moitié postérieure externe, d'un processus dirigé en arrière, terminé en deux apophyses: l'antérieure courte, fauve, la postérieure plus longue, noire, divisée en deux branches dont l'antérieure conique, la postérieure recourbée en crochet aigu.


FIG. 10.
Depreissia myrmex n. sp. ♂.
Patte-mâchoire droite,
face inférieure.

Pattes inermes, grêles, avec les fémurs I renflés. Hanches postérieures subcontiguës. Abdomen aussi long environ que le céphalothorax, deux fois environ plus long que large, cuirassé en dessus d'un scutum lisse. Pédicule (0,5 mm.) trois fois environ plus court que le céphalothorax, à bords parallèles, dépourvu d'apophyses.

Longueur totale, 3,2 mm.; longueur du céphalothorax, 1,3 mm. Patella + tibia = 0,9 mm.

Habitat : Haut-Uelé, Moto (1 ♂, type) (L. Burgeon).

Depreissia myrmex, qui a l'aspect d'une petite Fourmi noire, présente une certaine ressemblance avec *Anatea formicaria* Berland 1927, de la famille des *Clubionidae*.

Tome 49, nº 3. — Février 1942.

Über die Rumpfform und den Lokomotionstypus bei den Vögeln

von

J. KÄLIN

(Freiburg. Schweiz.)

Mit 7 Abbildungen und 4 Tabellen im Text.

Im Jahre 1888 berichtete FÜRBRINGER, dass „ganz im allgemeinen" der spitzere Winkel unter dem sich bei Carinaten Coracoid und Scapula treffen, eine „höhere Differenzierungsstufe" ausdrücke. Ferner stellte er fest, dass bei den Ratiten der Winkel mehr oder weniger annäherungsweise 180° betrage. Endlich soll nach diesem Autor den sogenannten „schlechten Fliegern" im allgemeinen ein grösserer, den „guten Fliegern" dagegen ein kleinerer Winkel zufallen.

Später kam NAUCK (1930) auf Grund embryologischer Untersuchungen zur Auffassung, dass die Rumpfform für die Winkelgrösse massgebend sei.

Die Unterschiede der Rumpfform zwischen Ratiten und Carinaten kommen auch in der Konfiguration der Teile im Brustschulterapparat zum Ausdruck. So steht bei den Ratiten das Sternum beinahe senkrecht zur Längsachse des Rumpfes. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass der Winkel zwischen Sternum und Coracoid hier beinahe ein rechter ist, ergibt sich daraus eine Steilstellung des Coracoid. Und eben diese Stellung des Coracoid lässt wiederum einen grösseren

Coracoscapularwinkel erwarten, als dies bei flacherer Lage der genannten Knochen und damit bei den Carinaten der Fall ist. Die besondere Grösse des Winkels bei den Ratiten aber ist mitbedingt durch die Stellung der Scapula. Denn diese ist nicht wie bei den übrigen Vögeln als Ganzes mehr oder weniger parallel der Wirbelsäule orientiert, sondern vielmehr stark geneigt, indem der Knochen caudad gegen die Wirbelsäule ansteigt, was wiederum mit der relativen Kürze des Knochens zusammenhängt. Denn bei der typischen Länge der Vogelscapula würde diese sonst weit über den Thorax hinausragen. Man erkennt hier das Zusammenspiel der konstituierenden Elemente im Rahmen der Gesamtform und im Besonderen die Tatsache, dass der Coracoscapularwinkel als konstituierender Faktor harmonisch in die Gesamtform des Rumpfes eingebaut ist.

Nauck (1930) hat nun den Versuch unternommen, mehr oder weniger deutliche Beziehungen zwischen der Grösse des Coracoscapularwinkels und der Rumpfform nachzuweisen. Um eine gewisse Vorstellung von der Rumpfform zu gewinnen, berechnet er einen „Rumpfformindex" nach der Formel:

$$\frac{\text{grösster dorsoventraler Durchmesser des Thorax} \cdot 100}{\text{grösster transversaler Durchmesser des Thorax}}$$

Es ist nun richtig dass, weil das kaudale Ende des Sternum in den Bereich der grössten dorsoventralen Ausdehnung des Rumpfes fällt, durch den genannten Index der grösste Querschnitt des Rumpfes mehr oder weniger annäherungsweise bestimmt wird. Aber wegen der unterschiedlichen Länge, welche Thorax und Rumpf relativ zu den genannten Dimensionen bei verschiedenen Vögeln zeigen, ist eine auch nur annäherungsweise Erfassung der Gesamtform des Rumpfes durch den erwähnten Höhenbreitenindex des Thorax unmöglich. Dieser sollte also nicht schlechthin als „Rumpfformindex" bezeichnet werden.

Die vorliegende Mitteilung ist als ein Beitrag zur biologisch-morphologischen Analyse der Rumpfform zu werten. Dabei sei gleich vorweggenommen, dass eine deutliche Beziehung zwischen dem „Rumpfformindex" im Sinne von Nauck, d.h. dem Höhenbreitenindex des Thorax, und dem Coracoscapularwinkel nicht bestätigt werden konnte. Sie ist nach dem Gesagten auch gar nicht zu erwarten. Denn der Coracoscapularwinkel ist mit allen anderen Faktoren der Thoraxform derart ins Ganze eingefügt,

dass bei sehr ähnlicher Gesamtform sehr verschiedene Proportionen und Configurationen der Teile möglich sind.

So finde ich z. B. bei einem Exemplar der Trottellume (*Uria troille* L.) annähernd gleiche Höhenbreitenindices und Längenhöhenindices des Rumpfes wie bei einem Brillenpinguin (*Spheniscus demersus* L.) (Längenhöhenindices 67.3 und 67.2; Breitenhöhenindices 108 und 103). Der Coracosternalindex dagegen beträgt im ersten Fall 32, im anderen 54.2. Die entsprechenden Werte des Coracoscapularwinkels sind 85° und 68° [1]. Wäre die Scapula der Ratiten wesentlich länger, dann müsste, bei gleicher Gesamtform des Thorax, der Winkel beträchtlich kleiner sein.

Das Untersuchungsmaterial von NAUCK erstreckte sich über 70 Skelette des Berliner Naturhistorischen Museums. Darnach „fallen grosse Rumpfformindices mit grossen Coracoscapularwinkeln ebenso zusammen wie kleine Indexzahlen mit relativ spitzen Winkeln". Immerhin konnte schon NAUCK eine gewisse Überschneidung der mitgeteilten Werte feststellen. Dabei galt im allgemeinen die Prämisse, dass eine geradlinige Kontinuität bestehe zwischen Coracoid und Sternum. Aber dem ist eben für gewöhnlich nicht so, wenigstens dann nicht, wenn hier die Lage der Hauptachsen von Coracoid und Sternum gemeint ist. (Die Hauptachse des Sternum habe ich genauer bestimmt als die Gerade welche vorderes und hinteres Ende des Corpus sterni in der Mediane verbindet.)

Das von mir untersuchte Material umfasst 176 Skelette, namentlich der Naturhistorischen Museen von Basel und Genf sowie des Zoologischen Museums der Universität Zürich; ferner einige Exemplare, welche bereits vor Jahren an den Sammlungen von München (Zoologische Staatssammlung) und Paris (laboratoire d'anatomie comparée) gemessen wurden. Den Direktoren der betreffenden Sammlungen insbesondere den Herren Dr. H. G. STEHLIN (Basel), Dr. P. REVILLIOD (Genf), Prof. Dr. B. PEYER (Zürich), Prof. Dr. H. KRIEG (München) und Prof. Dr. R. ANTHONY (Paris) sei für die Überlassung des Materials Dank ausgesprochen.

In der folgenden Tabelle I sind die errechneten Breitenhöhenindices meines Materials in drei Kategorien aufgeteilt worden. Ebenso wurden aus den Winkelmassen drei Abteilungen gebildet,

---

[1] Der Winkel wurde nach der von NAUCK begründeten Definition bestimmt, d. h. als Winkelmass zwischen Längsachse von Coracoid und anschliessendem Abschnitt der Scapula. Die Messungen wurden mit einem Kontaktgoniometer ausgeführt.

und der Anteil dieser Abteilungen an den Kategorien der Indices ist in Prozenten ausgedrückt worden.

TABELLE I.

Indices	Coraco-scapular-winkel > 85°	Coraco-scapular-winkel < 80°	Coraco-scapular-winkel 80°—85°
	%	%	%
140–X 52 Fälle . . .	30.8	30.8	38.4
126–139,9 48 Fälle . . .	41.7	37.5	20.8
X–125.9 73 Fälle . . .	28.8	53.4	17.8

Aus den obigen Zahlen ergibt sich, dass von einer deutlichen Beziehung zwischen Coracoscapularwinkel und Höhenbreitenindex des Thorax kaum die Rede sein kann.

Mit Recht hat aber NAUCK hervorgehoben, dass für eine Analyse der Beziehungen zwischen Coracoscapularwinkel und Lokomotionstypus die alte Unterscheidung in gute und schlechte Flieger nicht genügen kann, und daher die einzelnen biologischen Flugtypen zu berücksichtigen sind, so wie sie von BÖKER (1927) definiert wurden:

1. Der Flatterflug. Er liegt dann vor, wenn es dem Vogel nicht gelingt, trotz kräftiger Flügelschläge in kürzerer Zeit eine beträchtliche Höhe zu erreichen. Die Flatterflieger suchen ihre Nahrung zur Hauptsache auf dem Boden oder im Wasser. Ihre Hauptbewegungsart ist das Schreiten (z. B. Hühnervögel).

2. Der Hubflug. Dabei gelingt es dem Vogel, mit raschen Flügelschlägen bald eine bedeutende Höhe zu erreichen. Die Nahrungssuche geschieht namentlich durch den Flug (z. B. die meisten Singvögel).

Diesen Typen des aktiven Fluges stehen gegenüber die beiden Flugtypen des im wesentlichen passiven Segelfluges:

3. Der statische Segelflug. Er entspricht dem Segelflug der Technik, wobei Höhengewinn und Fortbewegung in horizontaler Richtung namentlich durch Ausnützung aufsteigender Luftströmungen zustande kommen; er findet sich vor allem bei grösseren Landvögeln, welche bedeutende Strecken zurücklegen und dabei auch Nahrungssuche treiben. Dahin gehören z. B. die grossen Tagraubvögel und die Aas-

fresser, wie Adler, Falken, Geier usw. Der statische Segelflug wird entweder im Thermikaufwind (in aufsteigenden Luftströmungen über stärker erwärmtem Boden) oder im Hangaufwind (in aufsteigenden Luftströmungen an Gebirgshängen, Meeresdünen usw.) ausgeführt, wo der Wind nach oben abgelenkt wird.

4. Der dynamische Segelflug. Dabei werden Ortsveränderungen in aufsteigender sowie in horizontaler Richtung erreicht durch die Ausnützung der starken horizontalen Winde, wie sie namentlich über den Meeren in geringer Höhe vorkommen. Der dynamische Segelflug findet sich gut ausgebildet bei den grossen Seglern der Meere, z.B. Albatros, Fregattvogel usw.

Den biologischen Flugtypen sind wiederum typische anatomische Konstruktionen zugeordnet, unter denen die Proportionen des Flügelskelettes besonders interessieren:

1. Flatterflug: Oberarm kürzer als Rumpf; Unterarm kürzer als Oberarm.
2. Hubflug: Oberarm kürzer als Rumpf; Unterrarm länger als Oberarm.
3. Segelflug: Oberarm länger als Rumpf; Unterarm nicht länger oder länger als Oberarm.

Als eine Spezialisation des Hubfluges verdient unter anderen subordinierten Flugtypen der Schwirrflug der Kolibris besonderes Interesse. Oberarm, Unterarm und Rumpf zeigen hier die Proportionen des Hubfluges; aber die Hand ist sehr stark verlängert und übertrifft sogar die Rumpflänge.

Es entspricht der biologischen Spezifität der systematischen Arten, dass der Lokomotionstypus bei jeder Vogelspecies sich durch Besonderheiten auszeichnet. Dementsprechend lassen sich die genannten Typen durch kontinuierliche biologische Reihen miteinander verbinden, denen wiederum Reihen der anatomischen Konstruktionen zugeordnet sind, und ferner kann man in jeder Kategorie wieder subordinierte, in dieser oder jener Hinsicht spezialisierte Lokomotionstypen unterscheiden.

Diese dürfen also keinesfalls mit den nach aerodynamischen Gesichtspunkten unterscheidbaren Flugarten verwechselt werden. Worum es sich hier handelt, ist lediglich die biologisch besonders hervortretende Art und Weise des Fluges. Dementsprechend ist z. B. der Gleitflug in diesem Zusammenhang keine besondere Kategorie, sondern wird bei den verschiedensten biologischen Flugtypen mehr oder weniger periodisch eingeschaltet.

Hieraus ist verständlich, dass im folgenden Zahlenmaterial keine Trennung der Kategorien, sondern im allgemeinen nur die Registrierung gewisser hervorragender Tendenzen der Rumpf- und Thoraxgestaltung erwartet werden darf.

In Tabelle II sind 2 Kategorien von Winkelgrössen aufgestellt worden, wobei als Grenzwert die Winkelgrösse von 75° angenommen wurde. Ihre Verteilung auf die verschiedenen Lokomotionstypen

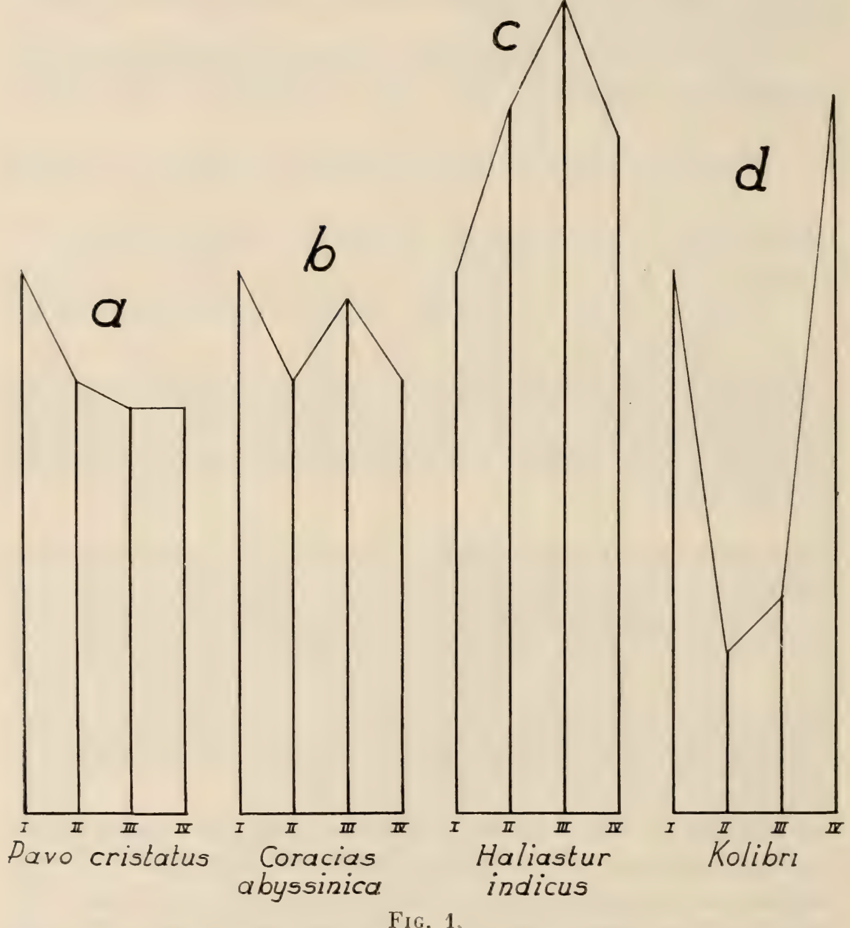


Fig. 1.

Bildliche Indices für: *a* Flatterflug, *b* Hubflug, *c* Segelflug, *d* Schwirrflug (modificiert nach Boker). I = Rumpflänge (gemessen als Abstand der Mittelpunkte von Schulter- und Hüftgelenkpfanne), II = Länge des Stylopodium, III = Länge des Zeugopodium, IV = Länge des Autopodium. Die Proportionen sind umgerechnet auf Rumpflänge = 100.

ist sowohl nach dem Material von NAUCK als nach den eigenen Befunden in Prozenten ausgedrückt.

TABELLE II.

Lokomotionstypen	Zahl der Skelette		Caraco-scapularwinkel > 75°		Caraco-scapularwinkel 75°; < 75°
				%	%
Segelflug	Nauck	18	10 Ex.	55.5	44.5
	Kälin	84	71 Ex.	84.5	15.5
Hubflug	Nauck	29	7 Ex.	24.1	75.9
	Kälin	48	24 Ex.	50.0	50.0
Flatterflug	Nauck	12	0 Ex.		100.0
	Kälin	22	18 Ex.	81.8	18.2
Flügelschwimmen . .	Kälin	20			
(Pinguine) . . .		12	0 Ex.		100 (11 < 70)
(Alken)		8	5 Ex.	62.5	37.5

Bei Segelfliegern zeigt sich an unserem Material deutlich die Tendenz zu grösseren Winkeln. Wir können sagen, dass bei den Segelfliegern in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (an unserem Material in 84.5%) Winkel über 75° vorliegen. (Am NAUCK'schen Material ist das nicht deutlich geworden: 55.5% der Winkelmasse über 75°; 44.5% der Winkelmasse 75° oder weniger).

Bei den Hubfliegern zeigen sich an unseren Objekten ebenso oft Winkel über 75° als auch solche von 75° oder weniger.

Was nun die Flatterflieger betrifft, so ist zwar das vorliegende Material mit 22 Skeletten an sich noch spärlich, aber doch wesentlich umfangreicher als die 12 von NAUCK untersuchten Skelette. Der Unterschied der Befunde springt indessen sofort in die Augen. Bei nicht weniger als 18 Skeletten (81.8%) finde ich Winkel über 75°.

Der Vermutung, dass Flatterflieger „selten oder gar nicht" Winkel über 75° besitzen würden, kann ich also nicht beipflichten. Und das um so weniger als auch die Alken, welche zwar in erster Linie noch Flatterflieger sind aber in meinen Tabellen

bereits unter den Flügelschwimmern separat angeführt werden, bei 5 von 8 Exemplaren auch noch einen höheren Winkel aufweisen. Für die typischen Flügelschwimmer, die Pinguine, ist der Winkel aber extrem klein, meist sogar unter 70° (in 11 von 12 untersuchten Fällen). Mit der anatomischen Umkonstruktion, welche zum Flügelschwimmen führt, geht also eine Verkleinerung des Winkels Hand in Hand.

Die Unmöglichkeit, engere Beziehungen zwischen dem Höhenbreitenindex des Thorax und dem Coracoscapularwinkel nachzuweisen, ist wahrscheinlich in hohem Masse mitbedingt durch die sehr grossen Schwankungen, welche die Stellung vom Hinterende des Sternum und damit der ganze Index bei der Atmung erfährt. Diese sind durch ZIMMER (1934) überzeugend dargelegt worden (entgegen der immer noch weit verbreiteten Anschauung, dass bei der Atmung namentlich während des Fluges keine nennenswerten Thoraxbewegungen stattfinden). Nun ist allerdings zuzugeben, dass der Dorsoventraldurchmesser des Thorax bei den Bedingungskonstellationen des Coracoscapularwinkels von besonderer Bedeutung ist. Um aber den relativen Fehler, der bei seiner Messung unterlaufen kann, möglichst klein zu halten, ist es deshalb notwendig, dieses absolute Mass mit einer möglichst grossen zweiten Dimension in Beziehung zu setzen, welche ebenfalls für die Gesamtform des Rumpfes von Bedeutung erscheint. Deshalb habe ich im folgenden einen Längenhöhenindex des Rumpfes errechnet nach der Formel:

$$\frac{\text{grösster dorsoventraler Durchmesser des Thorax} \cdot 100}{\text{Länge des Rumpfes}^{1}}$$

Im weiteren wurden berechnet der Coracosternalindex:

$$\frac{\text{grösste Länge des Coracoid} \cdot 100}{\text{grösste Länge des Sternum}^{2}}$$

und der Längenhöhenindex des Sternum:

$$\frac{\text{grösste Länge des Sternum} \cdot 100}{\text{grösste Höhe der Crista sterni}}$$

[1] Gemessen als Abstand der Mittelpunkte der Schulter- und Hüftgelenkpfanne.
[2] Gemessen in der Medianebene.

In der folgenden Tabelle III sind ausserdem wiederum zwei Kategorien von Coracoscapularwinkeln aufgestellt worden, wobei aber als Grenzwert 80° angenommen wurde.

TABELLE III.

Lokomotionstypus	Caraco-scapular-winkel		Breiten-Höhen-Index			Längen-Höhen-Index			Coracosternal-Index			Längen-Höhen-Index des Sternum	
	> 80°	80°; < 80°	> 150	< 125	125–150	> 80	< 65	65–80	> 70	< 55	55–70	> 55	55; < 55
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Segelflug . .	*71.5*	28.5	*15.5*	35.7	48.8	*32.1*	8.3	59.6	*20.2*	20.2	59.6	*32.1*	67.9
Hubflug . . .	*31.2*	68.8	*8.3*	39.6	52.1	*52.1*	16.7	31.2	*52.0*	22.9	25.1	*56.3*	43.7
Flatterflug . .	*59.1*	40.9	*27.3*	40.9	31.8	*50.0*	13.6	36.4	*4.5*	50.0	45.5	*14.3*	85.7
Flügel-	—	*100*	—	*83.3*	16.7	*8.3*	50.0	41.7	8.3	*41.7*	50.0	Pinguine	
schwimmen	*37.5*	62.5	—	*71.4*	28.6	*28.6*	14.3	57.1	—	*100*	—	Alken	

Der Unterschied der bevorzugten Winkelgrössen bei Segelfliegern und Hubfliegern tritt jetzt noch deutlicher hervor.

Bei Segelfliegern zeigt sich in 71.5% der Fälle ein Coracoscapularwinkel von über 80°. Der Längenhöhenindex beträgt in mehr als zwei Drittel der Fälle (67.9%) 80 oder weniger als 80. Der Coracosternalindex zeigt in 79.8% des Materiales einen Wert von 70 oder weniger als 70. Der Längenhöhenindex des Sternum beträgt in gut zwei Drittel der Fälle (67.9%) 55 oder weniger als 55. Es ergibt sich also beim Segelflug eine Tendenz zur Ausbildung grosser Coracoscapularwinkel (über 80°) und eine meist auffallende Länge des Rumpfes. Damit geht parallel eine meist bedeutende Länge des Brustbeines im Verhältnis zur Coracoidlänge und zur Höhe der Crista sterni.

Bei Hubfliegern besteht, im Gegensatz zu den Segelfliegern, eine Tendenz zu relativ kleinen Coracoscapularwinkeln. (In 68.8%, d.h. in gut zwei Drittel der Fälle, 80° oder weniger als 80°.) Was den Längenhöhenindex betrifft, so zeigen sich annähernd ebenso oft Zahlen von 80 oder weniger als solche die über 80 liegen. In dieser Hinsicht lässt sich hier keine bestimmte Tendenz erkennen.

Dem entspricht wiederum in mehr als der Hälfte ein Coracosternalindex von über 70 und ein Längenhöhenindex von über 55. Beim Hubflug ist also einem meist relativ kleineren Winkel bald ein relativ zum Sternum kürzeres bald ein relativ längeres Coracoid zugeordnet. Dabei erscheint auch der Rumpf bald kürzer bald länger, die Crista sterni niedriger oder höher.

Bei den Flatterfliegern zeigt sich, dass wenn man auch als Grenzwert 80° annimmt, der Coracoscapularwinkel immer noch in 59.1% der Fälle höher ist. Bei den in der Tabelle wiederum den Flügelschwimmern zugeordneten Alken ist dies immer noch in 37.5% der Fall. Im Gegensatz zu Nauck lässt sich also feststellen, dass bei den Flatterfliegern eher eine Tendenz zu grossen Winkeln vorliegt. Dabei kommen wiederum bald kürzere, bald längere Rümpfe vor, wobei aber das Coracoid im Verhältnis zum Sternum meist relativ sehr kurz und die Crista sterni relativ niedrig bleibt. (Coracosternalindex in 91.7% der Fälle 70 oder weniger; Längenhöhenindex des Sternum in 85.7% der Fälle 55 oder weniger). Flatterflieger zeigen also im allgemeinen eine Tendenz zu kurzem Coracoid und flachem Brustbein.

Bei den typischen Flügelschwimmern, den Pinguinen, ist der Coracoscapularwinkel sehr klein und beträgt, wie schon angedeutet, bei 11 von 12 Exemplaren sogar weniger als 70°. Der Längenhöhenindex des Rumpfes ist in 50% der Fälle niedriger als 65 und nur in 8.3% höher als 80. Die Tendenz zur Verlängerung des Rumpfes zeigt sich also hier viel ausgeprägter als bei den Segelfliegern. Die Feststellung von Dabelow (1925), dass die Anpassung ans Wasserleben zur Verlängerung des Rumpfes führe, kann also in diesem Rahmen bestätigt werden. Die Tatsache, dass ferner in der Mehrzahl der Fälle (83.3%) der Breitenhöhenindex weniger als 125 beträgt und in keinem Falle über 150 liegt, zeigt, dass mit der Verlängerung des Rumpfes auch eine relative Abnahme des dorsoventralen Durchmessers vom Thorax Hand in Hand geht. Diese Verlängerung kommt auch in den erhaltenen Zahlen des Breitenhöhenindex bei den Alken zum Ausdruck, während dagegen der Höhenlängenindex hier noch häufig höhere Ziffern aufweist. Dagegen ist die Tendenz zur Verkleinerung des Coracoscapularwinkels bei den Alken noch kaum bemerkbar. Ganz auffallend niedrig erscheint aber hier der Coracosternalindex, der bei sämtlichen untersuchten Exemplaren unter 55 liegt. Hierin

zeigt sich die mit der Adaptation ans Wasserleben offenbar mehr oder weniger zusammenhängende sekundäre Verlängerung des Sternum, welche bei den Alken ausserordentlich stark ist und bei weitem die relative Verlängerung des Brustbeines des Pinguine übertrifft. Wenn also bei den Pinguinen der Coracosternalindex meist grösser ist als bei den Alken (in 50% von 55-70), so äussert sich hierin sowohl der geringere Grad der Verlängerung des Sternum als auch eine Tendenz zur Verlängerung des Coracoid. Diese Verhältnisse ergeben sich deutlich aus dem Vergleich der Coracoidlänge sowohl als der Sternumlänge mit der Rumpflänge und aus den entsprechenden Indices. (Tabelle IV.)

TABELLE IV.

	Länge des Sternum × 100 / Länge des Rumpfes	Länge des Coracoid × 100 / Dorsoventraler Durchmesser Th.	Länge des Coracoid × 100 / Länge des Rumpfes
Pinguine	9 Ex. = 75% < 80	10 Ex. = 83.3% > 60	7 Ex. = 58.3% < 45
Alken	8 Ex. = 100% > 80 (> 100)	6 Ex. = 75% < 60	8 Ex. = 100% < 45

Aufgabe weiterer Untersuchungen wird es sein, die Analyse innerhalb einzelner Funktionsgruppen, wie z. B. der Pinguine und der Alken, weiter zu führen und dabei auch die Muskulatur zu berücksichtigen. Erst dann wird es möglich, die Rumpfform in ihrer Beziehung zum Lokomotionstypus einem tieferen Verständnis zuzuführen.

Da bis jetzt über die Extremitätenproportionen der rezenten Flügelschwimmer keine umfangreicheren oder genaueren Angaben vorliegen, habe ich für einige Skelette von Pinguinen ebenfalls bildliche Indices errechnet. Sie sind in Figur 2 zusammengestellt.

Charakteristisch für Flügelschwimmer erscheint also die enorme Verkürzung von Stylopodium und Zeugopodium. Dabei erreicht jeder dieser beiden Abschnitte nicht einmal die halbe Länge des Rumpfes, und der Unterarmteil ist noch kürzer als der Oberarmteil. Man erkennt in Figur 2, dass die Verkürzung beim

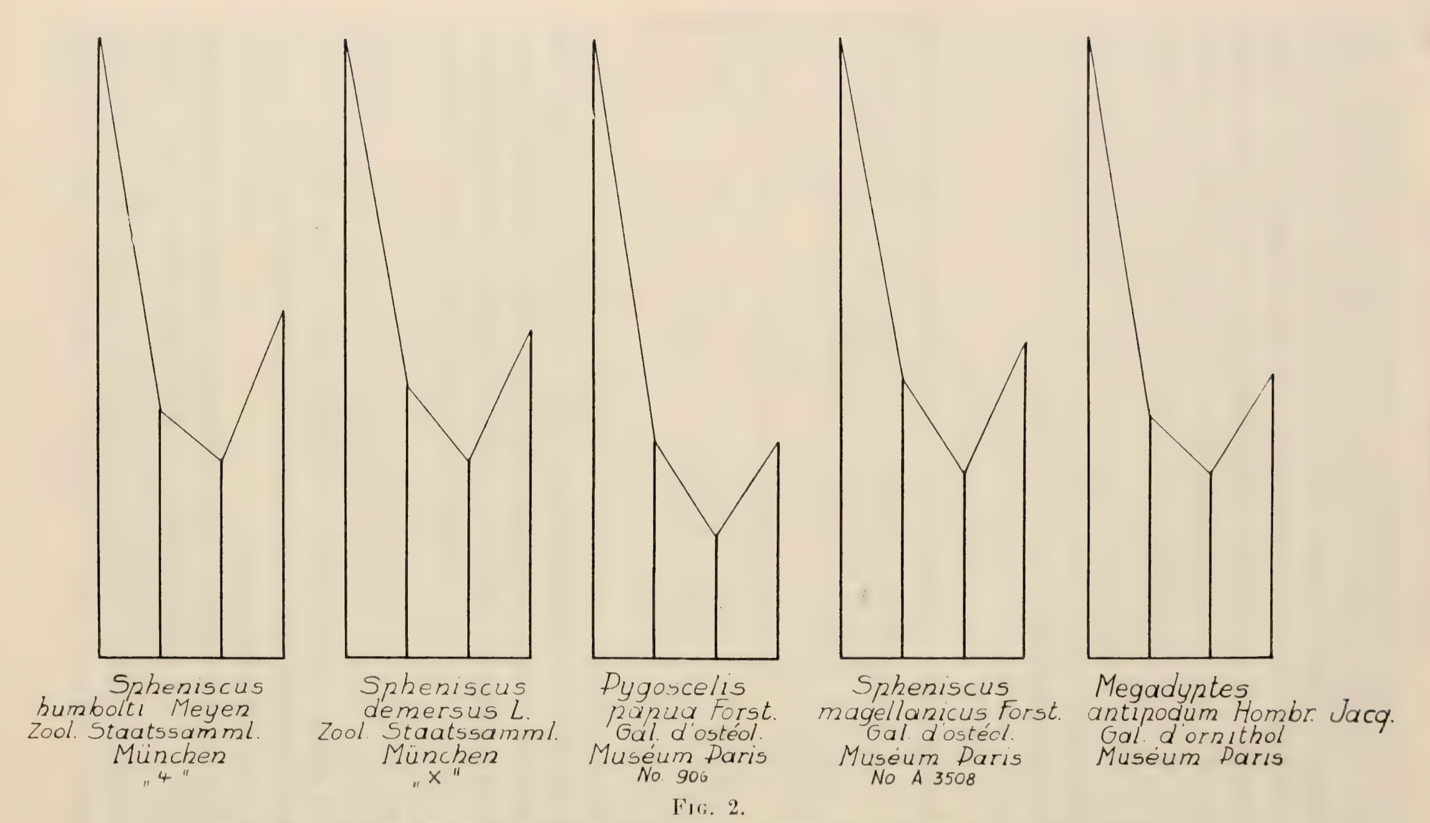


Fig. 2.

Bildliche Indices für typische Flügelschwimmer (Pinguine). Darstellung wie in Figur 1.



Fig. 3.

Bildliche Indices des Flügelskelettes für verschiedene Alken. Darstellung wie in Figur 1.

Eselspinguin (*Pygoscelis papua* Forst.) besonders weit gediehen ist.

Figur 3 zeigt die entsprechenden Proportionen bei den Alken. Man erkennt sofort, dass diese, mit einer Ausnahme (*Alca impennis* L.), entsprechend der vorherrschenden Lokomotionsart, die typischen Proportionen der Flatterflieger zeigen. Dagegen ist hier der im vorigen Jahrhundert ausgestorbene Riesenalk (*Alca impennis* L.) von besonderem Interesse. Sein Skelett lässt nämlich eine schon sehr bedeutende Verkürzung des Zeugopodium erkennen, so dass dieses nicht einmal mehr die Hälfte der Rumpflänge erreicht und bereits ungefähr jene relative Länge aufweist, wie sie bei den Pinguinen vorliegt. Die Verkürzung erfasst also auch hier, wie dies bei anderen sekundär ans Wasserleben adaptierten Wirbeltieren festgestellt ist, in erster Linie das Zeugopodium. Man kann sagen, dass der Riesenalk unter diesem Gesichtspunkt in der Umbildung zum Flügelschwimmer bereits einen bedeutenden Schritt zurückgelegt hat. Das wird auch bestätigt durch die starke Abflachung der Flügelknochen. Figur 4 lässt diese Abflachung sowohl als auch die Proportionen des Flügelskelettes erkennen.



Fig. 4.
Skelett des Riesenalk (*Alca impennis* L.).
Galerie d'ornithologie, Muséum Paris.

Aus den Beobachtungen von Fürbringer (1888) und Nauck (1930) an Embryonen von Carinaten geht hervor, dass der Coracoscapularwinkel hier eine umwegige Entwicklung durchmacht. Er erfährt an dem untersuchten Material zuerst eine Vergrösserung, wohl meist bis ins postembryonale Leben, um nachträglich wieder kleiner zu werden. Bei den Ratiten dagegen ist ein entsprechender Vorgang nicht nachgewiesen worden. Zwar wurde von

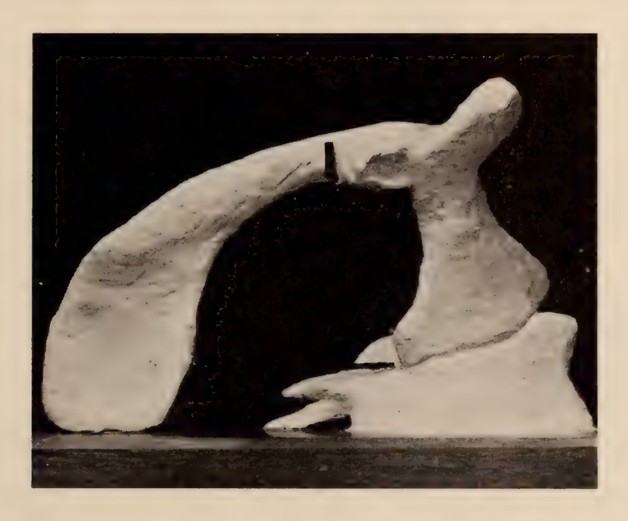


Fig. 5.

Wachsplattenmodell des primären Schultergürtels bei einem Pinguinembryo *(Pygoscelis adeliae* Hombr. Jacq.) von 23 mm Rumpflänge. (Vergrösserung am Modell 40-fach.). Man beachte den Coracoscapularwinkel von 106°, die starke Ausbildung des Acrocoracoides und den Sternalstreifen sowie die flächenhafte Verbreiterung der Scapula.

Broom (1906) auch für den Strauss eine Zunahme des Winkels auf frühembryonaler Stufe behauptet. Aber wie Lowe (1928) auf Grund der Abbildungen von Broom hervorhebt und auch von Nauck (1930) betont wird, handelt es sich hier um frühe Biegungsprozesse innerhalb der Scapula selbst, also lediglich um Formänderungen des Schulterblattes. Solche Biegungsvorgänge sind mehrfach bei Carinaten beschrieben worden und dürfen nicht mit der Änderung des Coracoscapularwinkels verwechselt werden. Deshalb, und weil die Diskussion über die Phylognese der Pinguine durch die Arbeiten von Lowe (1928; 1933; 1935) in ein neues

Stadium getreten ist, erschien es umso wünschenswerter, auch die Ontogenese des Brustschulterapparates der Pinguine genauer zu untersuchen. Figur 5 zeigt ein Wachsplattenmodell des primären Schultergürtels vom Adeliepinguin (*Pygoscelis adeliae* Hombr. Jacq.) mit 23 mm Rumpflänge. (Das Modell ist in 40-facher Vergrösserung hergestellt worden.)[1] Der Coracoscapularwinkel beträgt hier 106°. Bei einem circa 1 Woche alten Jungvogel der

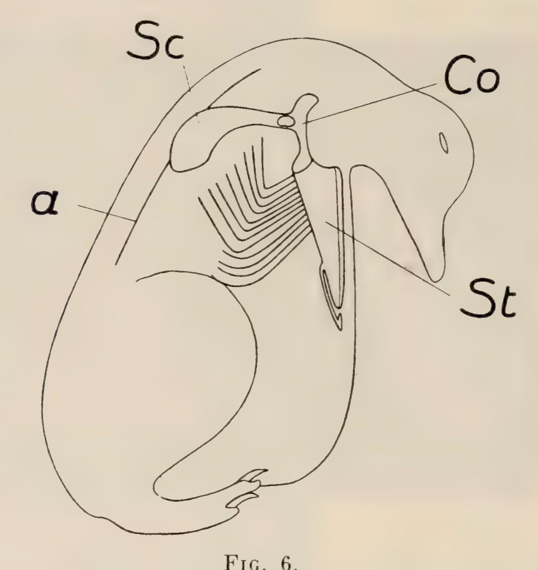


Fig. 6.

Primärer Schultergürtel eines Jungvogels von *Pygoscelis adeliae* Hombr. Jacq. (ca. 1 Woche alt). a Achse der Wirbelsäule, Sc Scapula, Co Coracoid, St Sternum.

gleichen Art (Figur 6) ist der Winkel merklich grösser und beträgt nicht weniger als 118°. Erst später, im Laufe der postembryonalen Entwicklung, findet eine sehr starke Reduktion des Winkels statt, bis er schliesslich an einem adulten Individuum viel kleiner ge-

[1] Das Modell lässt ausserdem die sehr starke Ausbildung des als Rolle für den M. supracoracoideus funktionierenden Acrocoracoides erkennen, ferner die sehr grossen, noch völlig getrennten Sternalstreifen mit dem Labium internum des Sulcus coracoideus und die relativ sehr schwachen ersten und zweiten Thoracalrippen.

Die Objekte von Figur 5 und 6 stammen aus dem reichen von J. Charcot gesammelten Material der 2. französischen Antarktis-Expedition (1900-1910) und sind mir in liebenswürdiger Weise von Prof. R. Anthony, Directeur du laboratoire d'anatomie comparée au muséum d'histoire naturelle, Paris. zur Verfügung gestellt worden.

worden ist. (Bei den in Figur 7 abgebildeten Schultergürtel von *Catarrhactes* Briss. noch 75°.) Der Vergleich der Abbildungen lässt ohne weiteres erkennen, dass es sich bei dieser Verkleinerung des Coracoscapularwinkels hauptsächlich um eine schrittweise Drehung der Scapula handelt, wobei ihr distales Ende vor allem

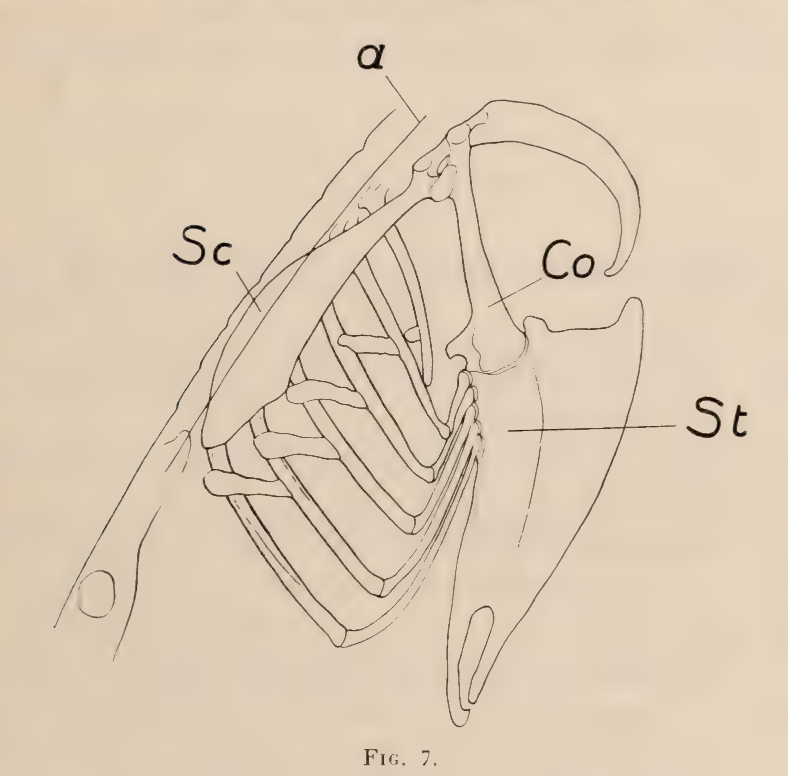


Fig. 7.

Schultergürtel eines Altvogels von *Catarrhactes* Briss.
a Achse der Wirbelsäule, Sc Scapula, Co Coracoid, St Sternum.

caudoventrad bewegt wird. Die Verkleinerung des Winkels geht hier viel weiter als dies beim Hühnchen der Fall ist. Die Lageänderung der Caracoide ist also bei der Winkeländerung von ganz untergeordneter Bedeutung.

Die Untersuchung zeigt also, dass in der Genese des angulus coracoscapularis, d. h. in seiner „umwegigen“ Entwicklung, Verhältnisse vorliegen, welche für die Carinaten allem Anscheine nach

typisch sind. Das ist eines jener Argumente, welche dafür sprechen, dass, entgegen neueren Arbeiten, namentlich von LOWE, die Pinguine echte Carinaten sind.

LITERATUR

1927. BÖKER, H., *Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie.* Journ. Ornithologie, Bd. 75.

1906. BROOM, R., *On the early Development of the Appendicular Skeleton of the Ostrich.* Transact. S. Afr. Phil. Soc., Vol. 16.

1888. FÜRBRINGER, M., *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

1928. LOWE, P. R., *Studies and Observations bearing on the Phylogeny of the Ostrich and its Allies.* Proc. Zool. Soc.

1933. —— *On the Primitive Characters of the Penguins and their Bearing on the Phylogeny cf Birds.* Proc. Zool. Soc.

1935. —— *On the Relationship of the Struthiones to the Dinosaurs* etc. The Ibis. Vol. V .

1930. NAUCK, E. Th., *Die ontogenetischen Änderungen des Coracoscapularwinkels beim Huhn.* Vorl. Mitteilung. Anat. Anz., Bd. 68.

1930. —— *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* VII. *Der Coracoidscapularwinkel am Vogelschultergürtel.* Morph. Jahrb., Bd. 64.

1935. ZIMMER, K., *Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln* etc. Zoologica, H. 88.

Tome 49, nº 4. — Janvier 1942.

Die Embryogenese des Extremitätenskelettes der Säugetiere

Ein Beitrag zur Frage der Entwicklung der Tetrapodengliedmassen

von

Elisabeth Charlotte SCHMIDT-EHRENBERG
Zürich.

(Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Mit Tafel 1 und 37 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Die Frage nach der Entstehung und Entwicklung der Wirbeltierextremitäten stellt noch immer ein ungelöstes Problem dar, mit dem die vergleichende Morphologie sich nun schon seit Mitte des vorigen Jahrhunderts beschäftigt. Die Versuche zur Lösung desselben trennten seinerzeit bekanntlich die Ansichten in zwei Lager: In den Jahren 1864-76 begründete Gegenbaur die Archipterygium- oder Kiemenbogen-Theorie, indem er das Extremitätenskelett vom Kiemenbogenskelett ableitete und zuerst ein uniseriales, später ein biseriales Archipterygium als Grundform annahm. Dagegen stellten Balfour (1874), Thacher (1877) und Mivart (1879) die Ptychopterygium- oder Seitenfalten-Theorie auf, indem sie die ursprüngliche Anlage der Extremitäten in kontinuierlichen

Seitenfalten sahen, in denen sich anfangs parallel gerichtete, senkrecht zur Körperachse stehende Strahlen entwickelten, die erst sekundär basal verschmolzen und in den Rumpf einwuchsen. Der Kampf der Meinungen, der sich hauptsächlich um diese beiden Theorien entspann, brachte es mit sich, dass, nachdem anfänglich die Gefahr, im Theoretischen stecken zu bleiben, nicht vermieden werden konnte, man sich später immer mehr mit dem Aufbau und der Entwicklung der Extremitäten der einzelnen Wirbeltierklassen beschäftigte. So kamen in bezug auf die Zusammensetzung des Gliedmassenskelettes niederer Wirbeltiere zahlreiche neue Tatsachen zutage, wobei auch seine Frühentwicklung, namentlich bei den primitiven Fischen (Selachier, Ganoiden, Dipnoer u.a.) und Amphibien (Urodelen), eine sehr eingehende Untersuchung fand. Dagegen ist es auffällig, dass bis heute bei den höheren Tetrapoden (*Reptilia*, *Aves* und *Mammalia*), deren Gliedmassenskelett im fertigen Zustand und auch in den spät-embryonalen Stufen seit den klassischen Untersuchungen von Cuvier, Gegenbaur, Wiedersheim sehr gut bekannt sind, die allerfrühesten Embryonalstadien mit wenigen Ausnahmen (Sewertzoff 1908, Steiner 1922, Holmgren 1933) stark vernachlässigt wurden. Von den Säugetieren liegen bis heute überhaupt keine genauen Angaben vor, so dass Ströer sich 1937 veranlasst sah, über deren Extremitätenentwicklung zu sagen: „Bei den Säugetieren ist über die frühesten Stadien nichts bekannt."

Einer Auffassung waren fast alle Autoren, die sich mit diesen Problemen befassten, darin, dass das Cheiropterygium vom Ichthyopterygium abgeleitet werden müsse, und dass aus diesem Grunde der Tetrapodenextremität das Archipterygium zugrunde zu legen sei. Daraus ergaben sich aber wiederum eine Anzahl Fragen, die auf die verschiedenste Weise beantwortet wurden. Da war einmal die Frage nach der Hauptachse des Archipterygiums in der Tetrapodenextremität. welche zu grossen Meinungsverschiedenheiten Anlass gab, je nachdem, welche Flossenform als Grundtypus angenommen wurde. Eine kurze Übersicht, die auf Vollständigkeit keinen Anspruch erhebt (vgl. Braus 1906, Holmgren 1933, Kaelin 1938, Steiner 1935, u. a.), über die hierüber entwickelten Ansichten soll zeigen, wie ausserordentlich verschieden die Meinungen gewesen sind: So legte Gegenbaur (1865), ausgehend von der Selachierflosse, die Hauptachse erst durch Humerus, Radius, Radiale und ersten Finger, später, durch Huxley umgestimmt, durch Humerus, Ulna, Ulnare und fünften Finger. Huxley (1876) zog sie, ausgehend von einem biserialen Grundtypus *(Ceratodus)*, durch

Humerus, Intermedium und dritten Finger, und WIEDERSHEIM (1892) durch Humerus, Ulna, Intermedium und zweiten Finger. Letzterer sah die Ausgangsform der Extremitäten der Landwirbeltiere in einer Flossenform, aus der die *Polypterus*-Flosse hervorgegangen ist. EMERY (1890) bezog das Intermedium in das Zeugopodium ein, dessen drei Elemente er dann mit den Basalia von *Polypterus* verglich, anerkannte jedoch keine Hauptachse. Auch SHITKOV (1899) betrachtete das Intermedium als dem Zeugopodium zugehörig, zog aber die Hauptachse durch Intermedium und zweiten Finger. MOLLIER (1894) stand ganz auf dem Boden der THACHER-MIVART-BALFOUR'schen Theorie und legte die Hauptachse durch Humerus, Intermedium, Centrale und dritten Finger. SEMON (1898) stellte in bezug auf die Extremitäten die Dipnoer als Zwischenform zwischen Fische und Pentadactylier, wogegen BRAUS (1904) die Tetrapodenextremität wieder von der *Ceratodus*-Flosse ableitete. Nach RABL (1901) entwickelte sich die Extremität aus einer Seitenfalte, in der sich alle Stützstrahlen bis auf je einen am vorderen und hinteren Rande reduzierten. Diese übrigbleibenden Randstrahlen spalteten sich dann an ihrem freien Ende und brachten dort durch Sprossung die Finger und Zehen hervor. Eine ähnliche Auffassung finden wir später auch bei BOEKER (1926), der sonst allerdings eine ganz neue Theorie der Extremitätenentwicklung in der sog. Schwielentheorie aufstellte. Danach entstanden am schwimmenden Urwirbeltier in der Region der späteren Extremitäten durch mechanische Reize hervorgerufene Schwielen, in denen sich anfangs nur ein Knorpelstab bildete. Diesem gliederten sich nach und nach immer mehr Strahlen an, bis ein biseriales Archipterygium zustande kam. Damit entwickelte BOEKER sein biseriales Archipterygium weder aus einem Kiemenbogen, noch aus einer metameren Seitenfalte, sondern aus einer monomeren Neubildung, als welche seine Schwiele aufzufassen ist.

Von neueren Autoren ist einmal FRECHKOP (1927) zu nennen. Er geht von einer ursprünglich metameren Anlage der Selachier- und Chondrostier-Flosse aus, deren Hauptachse er in dem durch Verschmelzung der Basalia der Seitenstrahlen entstandenen Metapterygium sieht. Als Grundform der paarigen Extremität lehnt er das biseriale Archipterygium ab und betrachtet es vielmehr als sekundär aus dem uniserialen der Chondrostier und Osteolepiden entstanden. Diese Ansicht führt also zu einer sehr engen verwandtschaftlichen Beziehung zwischen den Crossopterygiern einerseits und den primitivsten Tetrapoden andererseits, die ja tatsächlich auch durch andere vergleichend-anatomische und paläontologische Argumente bestätigt wird.

SEWERTZOFF (1908, 1931) geht von einer aus einer breiten, horizontalen Seitenfalte entwickelten, uniserialen und eurybasalen Flossenform aus, von der er sowohl die stenobasalen Flossen der Crossopterygier und Dipnoer, als auch diejenigen der Vorfahren der Tetrapoden ableitet. Durch die Funktion des Kriechens und späteren Gehens entwickelten sich die letzteren dann zu den typischen Extremitäten der Landwirbeltiere, die nach SEWERTZOFF's Ansicht ursprünglich ein siebenstrahliges

Autopodium aufwiesen. Als Hauptachse betrachtet er nur Humerus und Ulna.

Dagegen gibt Naef (1933) eine vollständig andere Entwicklung der Tetrapodenextremität bekannt, obwohl er wie Sewertzoff ebenfalls in einer typischen Seitenfalte, die sich bald in ein vorderes und ein hinteres Flossenpaar reduziert, die Urform der Extremitätenanlage sieht. Die in einer solchen Flosse zunächst parallel angeordneten Radien werden aber nach seiner Auffassung an ihrer Basis dann durch die Bildung des Flossenstiels zusammengedrängt, so dass sie einen Fächer bilden mit dem mittleren Strahl als Hauptachse. So kommt Naef dazu, ebenfalls ein biseriales Archipterygium, wie es bei *Ceratodus* zu finden ist, als Grundform der Tetrapodenextremität anzunehmen. Die Hauptachse legt er dann durch Intermedium und dritten Finger; Ulna und Radius rechnet er mit zu den biserial angeordneten Seitenstrahlen.

Eine eingehende Untersuchung in embryologischer und vergleichend-anatomischer Hinsicht erfuhr die *Ceratodus*-Flosse in neuerer Zeit durch Druzinin (1933), der aber daraufhin zu dem Schlusse kommt, dass das biseriale Archipterygium der Dipnoer eine sekundäre Bildung darstellt, die, ebenso wie das Cheiropterygium, von einem uniserialen Gliedmassensystem ähnlich dem des Crossopterygiers *Sauripterus* abzuleiten ist.

Zu einer ganz neuen und abweichenden Auffassung der Entstehung des Cheiropterygiums kommt endlich Holmgren (1933). Er betrachtet wiederum das biseriale Archipterygium als Urform der Urodelen-Extremität, indem er auf die in der Embryonalentwicklung vorhandene Übereinstimmung zwischen *Ceratodus*- und Urodelengliedmasse hinweist. Das Cheiropterygium der Anuren sowie aller übrigen Tetrapoden dagegen führt er auf einen eigentlich uniserialen Flossentypus mit dichotomisch verzweigtem Aufbau, ähnlich dem von *Sauripterus*, zurück. Die Folgerungen aus dieser Auffassung führen Holmgren dazu, eine diphyletische Abstammung der Tetrapoden anzunehmen. Dass diese Annahme wohl kaum haltbar ist, zeigt Steiner (1935), indem er auf die überaus starke Übereinstimmung im Aufbau des Extremitätenskeletts hinweist, die zwischen den Gliedmassen der Stegocephalen und Urodelen und jenen der übrigen Tetrapoden, speziell der Reptilien, besteht. Trotzdem beharrt Holmgren auch in seiner neuesten Arbeit (1939) auf seinem Standpunkt, dass Urodelen und Anuren weit auseinander zu stellen sind, und dass die amniotischen Vertebraten gerade in bezug auf die Entwicklung der Extremitäten den Anuren gleichen, sich aber von den Urodelen stark unterscheiden.

Sehr eingehend hat sich Steiner (1921, 1922, 1934, 1935) mit dem Problem der Extremitätenentwicklung beschäftigt, wobei das Hauptgewicht seiner Untersuchungen auf die jüngsten Embryonalstadien und allerfrühesten Anlagen des Extremitätenskelettes gelegt wurde. So kommt er zu dem äusserst wichtigen Resultat, dass bei allen von ihm untersuchten Wirbeltierklassen (Amphibien, Reptilien und Vögel) die allererste Skelettdifferenzierung der freien Extremität in Form einer charakteristischen Gabelbildung auftritt, wobei der eine, längere Gabel-

ast mehr oder weniger parallel zur Körpermediane angelegt wird und der andere, kürzere, senkrecht zu ihm steht. Eine Gabelbildung wurde zwar gelegentlich schon früher (allerdings nur bei Urodelen) erwähnt (vgl. RABL 1901, BRAUS 1906) und auch später bestätigt (SCHESTAKOWA 1927, HOLMGREN 1933, u. a.); es wurde ihr aber weiter keine Beachtung geschenkt. Auf diese Gabelbildung folgt sodann die Anlage weiterer Seitenstrahlen parallel zu dem zuerst angelegten äusseren, kürzeren Gabelast, welcher Vorgang STEINER zur Auffassung brachte, dass der längere Gabelast einem Basalstrange und die Seitenstrahlen ursprünglich metamer angelegten Radien entsprechen, so dass der ursprüngliche Aufbau der Tetrapoden-Extremität auf eine seriale Anordnung der Elemente des Gliedmassenskelettes zurückzuführen sei. Damit erfuhr die Ansicht von einer metameren Anlage der Extremität eine neue Bestätigung von embryonaler Seite her. Ausserdem zeigte sich, dass die frühesten embryonalen Skelettanlagen der Tetrapoden wirklich in auffallender Weise den ersten Entwicklungsstadien der Flosse niederster Fischformen ähneln, und STEINER nimmt daher an, dass die Tetrapoden-Extremität direkt aus „einem stenobasalen, uniserialen Fischflossentyp“ entstanden ist, „dessen Grundplan bis in alle Einzelheiten in der Flosse der *Osteolepidae*, speziell *Eusthenopteron*, nachgewiesen werden kann“. Wichtig ist dabei, dass die auf vergleichend-embryologischer Grundlage gewonnenen Resultate STEINER's damit weitgehendst übereinstimmen mit den Ansichten, welche von paläontologischer Seite in neuester Zeit laut geworden sind (GREGORY, HOWELL, MINER, NOBLE), und die ebenfalls auf die geradezu verblüffende Ähnlichkeit des Aufbaues des Gliedmassenskelettes der frühen Crossopterygier mit jenen der Tetrapoden hinweisen. In der Auffassung der Hauptachse gehen allerdings diese Autoren wieder stark auseinander. Nach STEINER entspricht die Hauptachse der Tetrapoden-Extremität (Humerus, Ulna, Ulnare) dem Metapterygium der Fischflosse, die Seitenstrahlen den Knorpelstrahlen. Auf diese Weise kommt er dazu, die einzelnen Elemente der Hauptachse, entsprechend dem Metapterygium der Fischflosse, als Basalia der Seitenstrahlen anzusehen. Einen weiteren Beweis für diese Homologisierung sieht er in der dreigelenkigen Form dieser Elemente, die in der embryonalen Anlage derselben in der Tetrapoden-Extremität immer wieder zu finden ist.

Neben der Frage nach der Urflossenform, aus der die Tetrapoden-Extremität abzuleiten ist, sowie nach deren Hauptachse, war es die Zahl und Anordnung der einzelnen Skelettelemente, welche die Autoren eingehend beschäftigte. Besonders das Problem der Centralia in Carpus und Tarsus gab hier den Anlass zu grossen Differenzen und Meinungsverschiedenheiten, weshalb es hier noch kurz berührt werden soll. Schon die Angaben über die Anzahl der Centralia schwankten zwischen eins und vier (sogar fünf, vgl. BRAUS 1906). Auch über die Anordnung dieser Elemente waren die Ansichten geteilt. GEGENBAUR (1865) z. B. stellte im primitiven Carpus das einzige Centrale, das er fand, zwischen eine proximale Serie von Elementen, bestehend aus Radiale, Intermedium

und Ulnare, und eine distale Serie, gebildet durch die fünf Carpalia. Das ist auch das Schema des Aufbaus des Carpus, das bis heute in alle Lehrbücher eingegangen ist. Es wurde aber bereits erschüttert durch die Entdeckung weiterer Centralia. So wurden zwei Centralia gefunden von WIEDERSHEIM (1876) und HOWES und RIDEWOOD (1888) bei Amphibien, von BAUR (1886) bei *Sphenodon*, von EMERY (1897) bei Marsupialiern, von FISCHER (1903) bei *Hyrax*. Ein drittes Centrale fand WIEDERSHEIM schon 1880 beim Axolotl, und endlich konnten eine ganze Reihe Autoren vier Centralia feststellen, so SHITKOV (1899) im Fuss von *Isodactylium*, SCHMALHAUSEN (1917) bei *Ranidens*, WILLISTON (1909) bei *Trematops*, GREGORY, MINER und NOBLE (1923) bei *Eryops*, u. a. (vgl. Zusammenstellung bei DOLLO, 1929). Deutung und Einreihung dieser Centralia in ein uni- oder biseriales Achsensystem führten zu den allerverschiedensten Auffassungen. Von neueren Autoren sei hier nur noch DOLLO (1929) erwähnt, der dem Schema von GEGENBAUR ein neues entgegenstellt. Danach baut sich die primitive Extremität aus fünf Serien auf (1. Serie: Humerus, 2. Serie: Ulna und Radius, 3. Serie: Ulnare, Intermedium und Radiale, 4. Serie: vier Centralia, 5. Serie: fünf Carpalia), von denen die vierte aus vier nebeneinander liegenden Centralia gebildet wird. Auch STEINER (1921, 1922, 1934) konnte an einem vielseitigen Material wiederholt vier Centralia feststellen; doch ist es wichtig darauf hinzuweisen, dass er sie im Gegensatz zu den theoretischen Konstruktionen DOLLO's und anderer tatsächlich stets paarweise hintereinander angeordnet vorgefunden hat und nicht alle nebeneinander oder in unregelmässiger Anordnung (vgl. auch SHITKOV, 1899).

Nach diesem Überblick über die grosse Anzahl von Arbeiten, die sich mit dem Problem der Extremitätenentwicklung befassten, muss gesagt werden, dass auf diesem Gebiete die Klasse der Säugetiere bisher stark vernachlässigt worden ist. Aus naheliegenden Gründen, vor allem wohl wegen der Schwierigkeit der Beschaffung des embryologischen Materials, wählten die Autoren ihre Objekte meist aus den niederen Wirbeltiergruppen (Fische, Amphibien), und nur wenige machten es sich zur Aufgabe, die höheren Wirbeltiere (Reptilien, Vögel, Säugetiere) auf dieses Problem hin zu untersuchen (EMERY, HOLMGREN, SEWERTZOFF, STEINER, u. a.).

Vorliegende Arbeit stellte sich nun die Aufgabe, die Frage nach der Skelettanlage und ihrer Entwicklung in der Säugetier-Extremität neuerdings aufzunehmen, wobei besonders eingehend die bisher unbekannt gebliebenen allerjüngsten Anlagestufen untersucht werden sollten, um eventuell eine Bestätigung der bei Am-

phibien und Reptilien gefundenen Besonderheiten der allerfrühesten Gliedmassen-Skelettanlagen zu erhalten und damit die noch fehlende Lücke bei den höheren Tetrapoden auszufüllen. Im Verlaufe der Untersuchungen ergaben sich bei der Bearbeitung der späteren Embryonalstadien noch eine ganze Reihe weiterer Fragen (z. B. Vorkommen und Ausbildung von Praepollex und Praehallux; Oppositionsstellung des ersten Fingers und der ersten Zehe; Identifizierung der Centralia in Carpus und Tarsus; Homodynamien zwischen Hand und Fuss).

An dieser Stelle möchte ich nun nicht versäumen, meinen herzlichsten Dank in erster Linie Herrn Prof. Dr. H. Steiner auszusprechen, auf dessen Anregung hin und unter dessen Leitung ich vorliegende Arbeit ausführte. Er verhalf mir auch zu dem überaus vielseitigen Material und stand mir stets mit wertvollen Ratschlägen zur Seite. Ferner verdanke ich Herrn Prof. Dr. J. Strohl, Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Zürich, seine freundliche Unterstützung meiner Arbeit insbesondere durch die Bewilligung zur Benützung der photographischen Apparatur und der sonstigen technischen Hilfsmittel des Institutes. Durch Vermittlung von Herrn Prof. Steiner erhielt ich ein teilweise sehr kostbares Säugetierembryonen-Material insbesondere aus der Sammlung des Herrn Prof. Dr. H. Bluntschli in Bern (Material aus seiner Madagaskar-Expedition des Jahres 1931), und von seiten des Herrn Prof. Dr. M. Fernandez in Cordoba (Argentinien). Beiden Herren möchte ich auch an dieser Stelle für die Möglichkeit, dieses seltene Material untersuchen zu können, meinen ganz besonderen Dank aussprechen. Endlich gebührt mein ebenfalls wärmster Dank dem leider inzwischen verstorbenen Prof. Dr. M. Küpfer in Zürich für die Überlassung einiger weiterer Säugetierembryonen, sowie Herrn Prof. Dr. A. Grumbach, Hygiene-Institut der Universität Zürich, der mir auf freundlichste Weise eine fast komplette Serie von *Cavia*-Embryonen verschaffte. Herr Dr. R. Zangerl, University of Detroit, Michigan, U.S.A., und Herr A. Frey, Hirnanatomisches Institut, Universität Zürich, haben die Photographien angefertigt, wofür ihnen ebenfalls an dieser Stelle gedankt sei.

II. MATERIAL UND TECHNIK

Das Material, das mir zur Durchführung der Untersuchungen zur Verfügung stand, umfasste 53 Embryonen und 2 Jungtiere, die sich auf folgende acht von den fünfzehn rezenten Säugetier-Ordnungen (Weber, 1928) verteilen:

Ordnung:	Art:	Anzahl:
Primates	*Homo sapiens* L.	2
	Microcebus myoxinus Ptrs.	4
Insectivora	*Hemicentetes semispinosus* Cuv.	2
	Erinaceus europaeus L.	1
	Leucodon araneus L.	1
Rodentia	*Mus musculus* L.	9
	Sciurus vulgaris L.	1
	Citellus citellus L.	1
	Cavia porcellus L.	16
Carnivora	*Felis catus* L.	6
Xenarthra	*Dasypus hybridus* Desm.	5
Chiroptera	*Molossus* spec.	2
Artiodactyla	*Bos taurus* L.	1
	Sus scrofa L.	1
Marsupialia	*Didelphis marsupialis* L.	3
	Total	55

Ergänzt wird dieses Material noch durch eine Anzahl Schnittpräparate von *Homo* und *Sus*, die mir Prof. Steiner freundlicherweise zur Untersuchung überliess.

Die Technik zu meinen Untersuchungen gestaltete sich relativ einfach. Ich begann mit der Herstellung von nach der üblichen Paraffineinbettungsmethode ausgeführten, kompletten Schnittserien der Extremitätenleiste resp. des Extremitätenhöckers bei den jüngsten Embryonen einerseits, der abgetrennten Extremitäten bei den älteren andererseits, wobei grosses Gewicht darauf gelegt wurde, möglichst horizontale Schnitte durch die Carpus- und Tarsus-Anlagen zu erhalten. Dies ist ein unbedingtes Erfordernis für die richtige und genaue Orientierung im fertigen Präparat, was offenbar bisher viel zu wenig beachtet worden ist. Die Dicke der einzelnen Schnitte dieser Serien variierte zwischen 8 und 20 μ, je nach Grösse des Objektes. Als Färbung verwendete ich, speziell

zum Nachweis der für meine Untersuchungen wichtigen Vorknorpelstadien, das Tinktionsverfahren von STEINER (1922), eine Doppelfärbung von Haemalaun-Mucicarmin, mit der ich im allgemeinen gute Erfolge erzielte. Dass nicht alle Präparate gleich gut gelangen, lag wohl zum Teil an der verschiedenen Fixierung, zum Teil jedoch an dem erheblichen Alter des Materials, die beide sich häufig nicht mehr feststellen liessen. Zur Fixierung frischer Embryonen verwendete ich stets mit Erfolg die Fixierungsflüssigkeit von BOUIN. Von den Extremitäten einiger älterer Embryonen, sowie der Jungtiere stellte ich Aufhellungspräparate mit vorhergehender Methylgrün-Färbung des Knorpels her (vgl. STEINER 1922).

Zu den Abbildungen in dieser Arbeit möchte ich noch kurz erwähnen, dass ich bei der Darstellung der Schnittpräparate die Zeichnung im allgemeinen der Photographie vorzog, da in ihr durch Kombination mehrerer aufeinanderfolgender Schnitte oder der ganzen Schnittserie mehr zum Ausdruck gebracht werden kann als durch die Photographie eines einzelnen Schnittes, da ja selten auf einem solchen alle Elemente der Skelettanlage gleichzeitig getroffen werden. Um trotzdem eine möglichst genaue Wiedergabe der Umrissformen und der Lagebeziehungen der einzelnen Elemente in der Zeichnung zu erzielen, bediente ich mich bei der Herstellung meiner Abbildungen des ABBEY'schen Zeichenapparates. Die Photographien wurden mit einer Vertikalkamera von Zeiss & Co., Jena, mit Lupenobjektiv und entsprechendem Okular angefertigt.

III. DIE EMBRYONALENTWICKLUNG DES EXTREMITÄTENSKELETTES DER SÄUGETIERE

A. Das Frühstadium.

Die ersten Spuren der Extremitätenanlagen bei tetrapoden Wirbeltieren (mit Ausnahme der Amphibien) lassen sich bekanntlich in Form von beiderseits dem Rumpf entlangziehenden Längsleisten, den sog. Wolff'schen Leisten, feststellen. K. E. VON BAER (1837), der dieselben als Erster eingehender untersuchte, stellte sie für Vögel und Säugetiere als Ausgangspunkt der Extremitäten-

entwicklung dar. Er erwähnt bereits, dass sehr bald die vorderen und etwas später die hinteren Enden der Leisten mehr hervortreten, während der mittlere Teil sich allmählich zurückbildet. Diese Befunde VON BAER's sind seither immer wieder bestätigt worden. Auch ich konnte die gleichen Verhältnisse an den Frühstadien der Säugetiere feststellen. Besonders schön ist diese Wolff'sche Leiste z. B. an einem Embryo von *Dasypus* (6,8 mm Nacken-Steiss-Länge) zu erkennen (Abb. 1). Ihr vorderer Teil, etwa zwischen dem 5. und 13. Somiten, tritt hier bereits etwas stärker hervor und deutet somit schon die Anlage der Vorderextremität an. Eine ähnliche, wenn auch schwächere Anschwellung ist im Bereich der späteren hinteren Extremität, ca. vom 22. oder 23. Somiten an, zu beobachten.



ABB. 1.
Dasypus hybridus Desm.
Embryo von 6,8 mm N.-S.-L.
(Originalphotographie).

Kurze Zeit darauf erhält die Anlage der Vorderextremität der Säugetiere (analog verhält sich auch die Anlage der Hinterextremität) durch weiteres Hervortreten und horizontales Abflachen die äussere Form einer Platte, die sich über durchschnittlich 8 Somiten erstreckt. Die gleiche Zahl fand MOLLIER (1895) bei seinen Untersuchungen an *Lacerta* (siehe auch STEINER 1935). In diesem Stadium lassen sich nun auch im Inneren die ersten Gewebedifferenzierungen feststellen. Wie eine Schnittserie durch eine solche plattenförmige Extremitätenanlage von *Cavia* (5,8 mm N.-S.-Länge) zeigte (Abb. 2), ist dieselbe in cranio-caudaler Richtung von einer länglichen, in der Mitte sich etwas verbreiternden Mesen-

chymverdickung erfüllt, welche als erste Anlage des Extremitätenskelettes zu deuten und am besten als Basalplatte zu bezeichnen ist. Sie weist einige in regelmässigen Abständen aufeinanderfolgende Gefässdurchbrechungen auf, die in leichtem Bogen nach aussen in cranio-caudaler Richtung angeordnet sind. Bemerkenswert ist in diesem Stadium einmal, dass die Basalplatte in ihrer grössten Ausdehnung streng parallel zur Körpermediane liegt und zum anderen, dass die 8 Spinalnervenstränge senkrecht zu dieser Körperlängsachse und somit zur Basalplatte in die Extremitätenleiste eintreten. Bis in alle Einzelheiten gleiche Befunde waren in dem schon erwähnten frühen Stadium von

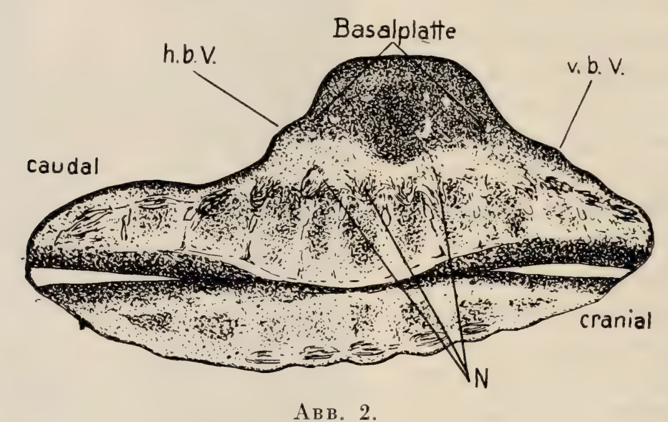


Abb. 2.

Cavia porcellus L.

Rekonstruktionsbild einer ventrodorsalen Schnittfolge durch die rechte Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 5,8 mm (N.-S.-L. (Erklärung der Abkürzungen siehe Seite 125).

Dasypus (6,8 mm N.-S.-Länge) festzustellen. Es sind dies Verhältnisse, wie sie Steiner (1922, 1935) schon bei Reptilien und Vögeln vorfand und die nicht anders gedeutet werden können, als dass an der frühesten Extremitätenanlage eine grössere, mindestens 8 Somiten umfassende Anzahl von Körpersegmenten beteiligt ist. Die Basalplatte selbst zeigt allerdings keine Andeutung einer segmentalen Gliederung, aber die segmentale Anordnung der Muskelanlagen, der Gefässdurchbrechungen und vor allem der Spinalnerveneintritte lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass auch sie aus der Verschmelzung ursprünglich metamer angelegter Skelettelemente hervorgegangen ist. Braus (1906) erwähnt als

früheste Skelettanlage bei allen Tetrapoden auch eine solche Platte, gibt aber an, dass „die basale Partie der Platte in allen Fällen stielförmig gestaltet" sei. Allem Anschein nach hat BRAUS damit jedoch nicht die allerfrühesten Stadien der skelettogenen Differenzierung der Extremitätenanlage charakterisiert, sondern eine unmittelbar darauffolgende Stufe, wie später noch ausgeführt werden soll. Nach diesen Befunden erscheint es jedenfalls unzweifelhaft, dass auch die Säugetierextremität ursprünglich segmental angelegt wird und damit eine grosse Übereinstimmung mit der Flossenanlage niederer Fischformen aufweist (vgl. *Accipenser*, SEWERTZOFF 1931).

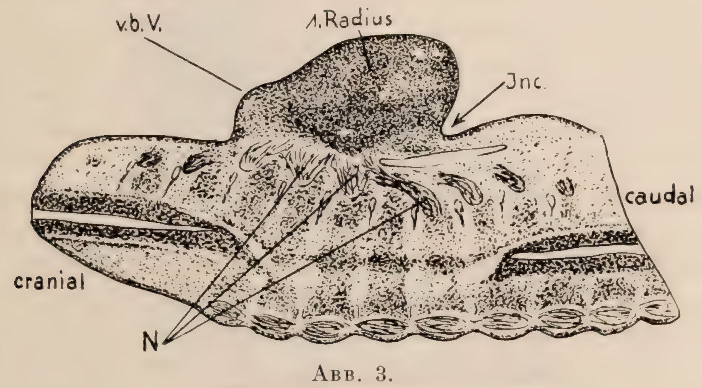


ABB. 3.
Cavia porcellus L.
Rekonstruktionsbild einer ventrodorsalen Schnittfolge durch die linke Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 6,3 mm N.-S.-L.

Zeigt die Extremitätenplatte anfangs im Horizontalschnitt fast symmetrische Umrisse (Abb. 2), indem sie als rundliche Vorwölbung sowohl in cranialer als auch in caudaler Richtung gleichmässig über je einen kleinen, buckelartigen Vorsprung in der Körperwand verläuft, so ändert sich das schon sehr bald. In einem etwas älteren Stadium (*Cavia*, 6,3 mm N.-S.-Länge, Abb. 3) beginnt nämlich am caudalen Ende der Platte eine Inzisur von hinten her zwischen Rumpf und Extremitätenanlage einzudringen, wodurch sich die Ansatzstelle der Extremität am Rumpf allmählich verkleinert. Während der vordere, craniale Buckel an Grösse zunimmt, verschwindet der hintere, caudale nach und nach, und es ist leicht ersichtlich, dass eine Abdrehung vom Rumpfe

beginnt. Die innere Struktur der Extremitätenanlage erfährt nun aber auch eine wesentliche Veränderung, indem sich vom mittleren Teil der Basalplatte, deren allgemeine Richtung noch immer parallel zur Körpermediane liegt, in einem Winkel von etwa 80° nach hinten ein vorläufig noch recht kurzer Radius abzweigt, sodass man hier schon von den Anfängen einer Gabelbildung sprechen kann. Der Ansatzstelle des Radius entsprechend ist die Basalplatte in der Mitte deutlich verdickt und verflacht sich nach vorne in einem konisch auslaufenden Teil, der scheinbar den Eindruck eines „Stieles" macht, da er auch die Verbindung mit

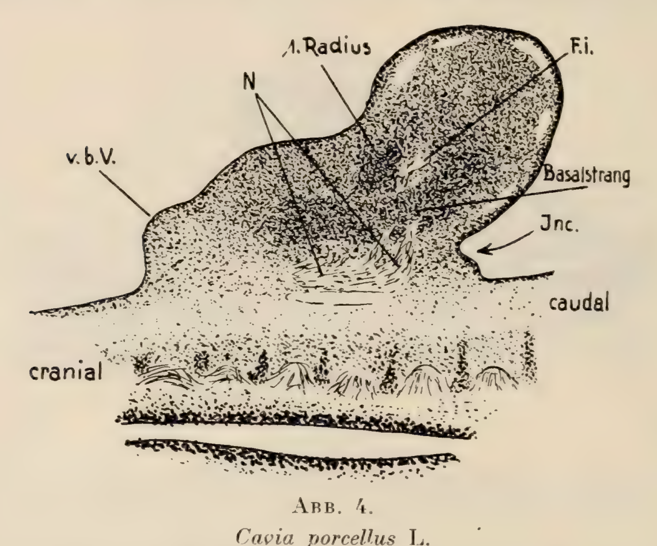


ABB. 4.
Cavia porcellus L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 9,2 mm N.-S.-L.

der Körperwand am deutlichsten vermittelt. Offensichtlich entspricht dieses Stadium jener von BRAUS (1906) geschilderten frühesten Skelettanlage der Wirbeltierextremität (siehe oben). Von den im vorhergehenden Stadium erwähnten, regelmässig angeordneten Gefässdurchbrechungen sind auch hier wieder einige zu sehen. So liegt im Winkel der Gabel eine ziemlich grosse, während zwei kleinere gegen das Hinterende des Extremitätenvorsprunges hin aufeinanderfolgen. Die 8 Spinalnervenstränge, die noch immer senkrecht zur Körperachse aus ihren Wurzeln auslaufen, werden nun mit fortschreitender Verengerung der Extremitätenbasis

zusammengedrängt und zeigen die ersten Anfänge einer Plexusbildung.

Durch weiteres Eindringen der oben erwähnten Inzisur beginnt die ganze Extremitätenanlage sich immer mehr vom Rumpfe abzuheben (Abb. 4, *Cavia*, 9,2 mm N.-S.-Länge). Der Buckel am vorderen Rand der Ansatzstelle ist noch immer vorhanden, während der hintere sich nun zurückbildet. Vor allem bemerkenswert ist aber, dass der nach aussen gelegene distale Teil der Extremität durch Drehung in caudo-cranialer Richtung eine Abknickung erfahren hat, die die Bildung eines Extremitätenstieles einleitet und so der ganzen Extremitätenanlage schon die Gestalt einer Paddel gibt. Auch an der gabeligen Skelettanlage machen sich starke Veränderungen bemerkbar. Die Basalplatte ist schmäler und länger geworden und lässt sich nun eher als Basalstrang bezeichnen. Dieser Basalstrang gibt allmählich seine parallele Lage zur Mediane auf, da er sich mit seinem hinteren, caudalen Ende vom Rumpfe abzudrehen beginnt. Er erleidet ausserdem in sich eine leichte Abknickung an der Stelle, wo der erste Radius abzweigt (allerfrüheste Andeutung der Ellbogen- oder Kniebildung). Der Winkel zwischen den beiden Zinken der Gabel ist dadurch natürlich kleiner geworden (68°). Wieder ist in diesem Winkel ein Loch zu bemerken, das anscheinend neben dem Durchtritt von Blutgefässen auch einem solchen von Nerven dient. Die Nerveneintritte in die Skelettanlage, die jetzt gemeinsam von einem Plexus ausgehen, verlaufen immer noch senkrecht zur Körperachse.

Durch stärkeres Wachstum der Extremität in die Länge macht nun die Stielbildung immer weitere Fortschritte. Hand in Hand mit ihr verstärkt sich die Drehung des freiwerdenden Extremitätenteils von hinten (caudal) nach vorn (cranial), was eine immer ausgeprägtere Knickung des Basalstranges zur Folge hat. Durch diese Knickung, die ohne Zweifel dem späteren Ellbogengelenk entspricht, wird eine Teilung des Basalstranges ersichtlich, die uns bereits im proximalen Teil die Anlage des Humerus, im distalen die der Ulna erkennen lässt. Gleichzeitig dreht sich aber auch der freie Teil der Extremität dergestalt gegen die ventrale Seite des Rumpfes, dass der vordere, craniale Rand der Paddel der Bauchseite enger anliegt als der hintere, caudale. Wir können diese Stellung schon als eine Pronation der Extremität bezeichnen, was gegenüber den Verhältnissen bei Amphibien, wo sie zeitlebens

nicht zu beobachten ist, hervorgehoben zu werden verdient. Selbstverständlich haben diese Drehungen einen grossen Einfluss auf den Verlauf der Nerven, die, anstatt wie anfangs von innen nach aussen oder medio-distal, nunmehr von hinten nach vorn oder caudo-cranial in die Skelettanlage eintreten (vgl. BRAUS 1906, MOLLIER 1895, LEWIS 1902). Die nun bereits vorknorpelige Skelettanlage hat mittlerweile auch einige Veränderungen durchgemacht. Am bemerkenswertesten ist die Tatsache, dass inzwischen ein zweiter Radius aufgetreten ist, der in einigem Abstand vom ersten, aber im allgemeinen parallel zu diesem, gegen den vorderen Rand

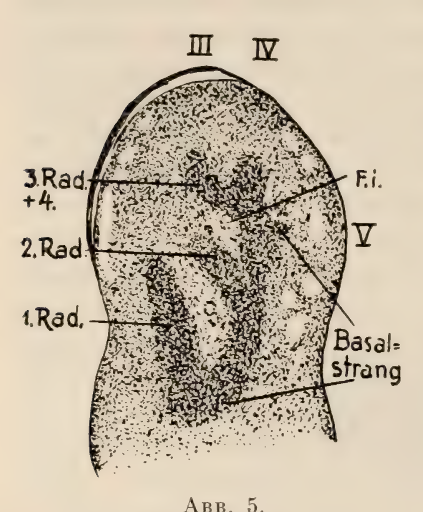


ABB. 5.
Cavia porcellus L.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 11 mm N.-S.-L.

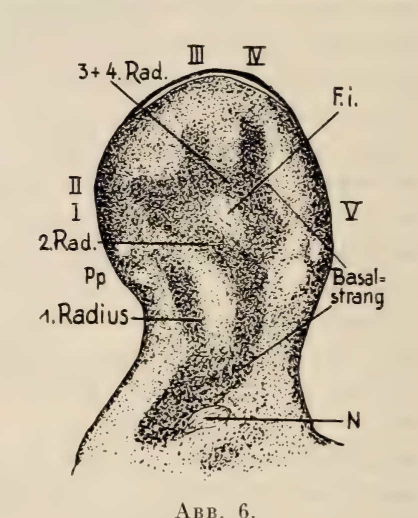


ABB. 6.
Cavia porcellus L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 11 mm N.-S.-L.

der Extremität zieht; weiter distal lässt sich bald auch noch ein in Bildung begriffener dritter Radius feststellen. Zwischen dem ersten und zweiten, sowie zwischen dem zweiten und dritten Radius befindet sich wieder je eine jener Gefässdurchbrechungen, die uns von den früheren Stadien her bekannt sind (vgl. Abb. 5, 6 und 13).

Diese eben beschriebene Frühentwicklung der Extremität konnte ich nun, wenigstens in einzelnen Stadien, bei den verschiedensten Säugetieren *(Cavia, Dasypus, Microcebus, Felis, Sus)* sowohl in der Vorder- als auch in der Hinterextremität beobachten. Letztere ist

gegenüber ersterer, wie ja schon bekannt, zeitlich immer etwas zurück (BRAUS 1906). Auch in ihr führen, wie ich besonders an *Cavia* und *Dasypus* feststellen konnte, ca. 8 Nervenstränge in die plattenförmige Frühanlage der Extremität, und die Umwandlung in eine Paddel geschieht auf gleiche Weise wie bei der Vorderextremität. Geradezu klassische Bilder einer frühen Gliedmassen-Skelettanlage gaben die Schnitte durch die Hinterextremitäten von *Cavia* (Abb. 5), *Microcebus* (Abb. 13), *Felis* (Abb. 28) und *Sus* in den Stadien mit drei Radien. Sie stimmen restlos überein mit der von STEINER (1935, p. 722, Fig. 1) gegebenen „Schematischen Darstellung der frühesten Skelettanlage in der Tetrapodenextremität", der er die Beinanlage eines jungen *Caiman*-Embryos zugrunde gelegt hat. Er nennt dieses Stadium „Chondrostier-Stufe", wegen der offensichtlichen Ähnlichkeit mit dem Aufbau des Flossenskeletts dieser primitiven Fischformen. Selbst die Anlage der Säugetiergliedmasse beweist somit aufs neue, dass der Aufbau der Tetrapodenextremität ursprünglich ein metamerer gewesen ist.

Über diese früheste, gegabelte Skelettanlage, die bisher bei Säugetieren nicht nachgewiesen worden ist, liegen schon bei vielen anderen Tetrapoden Angaben vor, wenn schon ihre Deutung eine sehr verschiedenartige gewesen ist. So beschreiben sie u.a. MOLLIER (1895) bei *Lacerta*, RABL (1901) bei *Triton*, SEWERTZOFF (1908) bei *Ascalabotes*, STEINER (1922) und SCHESTAKOWA (1927) bei Vögeln. Nach meinen Befunden machen somit auch die Säugetiere keine Ausnahme von den übrigen Tetrapoden.

Folgende Entwicklungsvorgänge der frühesten vorknorpeligen Skelettanlage in der Vorder- und Hinterextremität sind weiterhin noch allen Säugetieren gemeinsam und können in entsprechender Weise auch bei den übrigen Tetrapoden nachgewiesen werden: Die ursprüngliche, vom Basalstrang und dem ersten Radius gebildete Gabel wird enger, was hauptsächlich hervorgerufen wird durch die immer stärkere Abknickung im Ellbogengelenk (vgl. Abb. 6). Es wird dadurch nach und nach eine klare Abgrenzung zwischen den Abschnitten des Humerus (Femur) und der Ulna (Fibula) eingeleitet. Der gleiche Prozess bedingt auch, dass der zweite Radius sich mit seinem cranio-distalen Ende gegen das freie, distale Ende des ersten Radius zu neigen beginnt. Der dritte und vierte, welche in ihrer Anlage schon mehr oder weniger miteinander verschmolzen auftreten (vgl. Abb. 6), ziehen bogenförmig

vom hinteren zum vorderen Rand der Extremität, wo sie sich dem distalen Ende des zweiten Radius ebenfalls bis zur Berührung nähern. In einem solchen Stadium werden dann auch längs dieses scheinbaren Bogens die ersten Spuren der 2. und 3. Fingeranlage sichtbar. Diese bogenförmige Anordnung des dritten und des mit ihm vereinigten vierten Radius ist speziell für die Mammalier typisch, fand ich sie doch in den entsprechenden Stadien fast aller Säugetier-Gruppen (Primaten, Marsupialier, Insectivoren, Rodentier, Carnivoren, Edentaten). Sie kommt anscheinend zustande durch eine im vorderen, cranialen und distalen Teil der Hand- und Fusspaddel gegenüber dem hinteren, caudalen Teil stärker in Erscheinung tretende Zusammenschiebung der Skelettanlage. Als Folge davon tritt eine immer deutlichere Zusammendrängung der Skelettelemente besonders im radialen und tibialen Bereich der Hand- und Fusswurzel ein. Den sichtbarsten Ausdruck für diesen Prozess bildet, wie später noch an einzelnen Beispielen gezeigt werden soll, die vollständige Anlehnung des distalen Endes des zweiten Radius (aus welchem der erste Fingerstrahl entsteht) an das Ende des ersten Radius. Damit verschwindet später auch die für diese Stadien so charakteristische helle Gewebelücke zwischen erstem und zweitem Radius vollständig. Dieser ganze Vorgang lässt sich vielleicht phylogenetisch durch die starken Veränderungen in der Art der Lokomotion und der Körperhaltung der Ursäugetiere gegenüber den Reptilien im Laufe ihrer Entwicklung erklären. Es soll in einem späteren Abschnitt versucht werden, auf diese Fragen näher einzutreten.

Im übrigen ist zu dieser Phase der Entwicklung noch zu bemerken, dass zwischen dem ersten und zweiten, sowie zwischen dem zweiten und dritten Radius wieder regelmässig die mehr oder weniger grossen Gefässdurchbrechungen vorhanden sind, die im folgenden bei der Identifizierung der einzelnen Elemente der Skelettanlage sich in gleicher Weise nützlich erweisen werden, wie dies bei anderen Tetrapoden-Gruppen, besonders bei den Amphibien, schon der Fall gewesen ist (Rabl, 1901). Vor allem das zwischen zweitem und drittem Radius gelegene Loch lässt sich durch die ganze Entwicklung der Extremität bis zum erwachsenen Zustand verfolgen. Es entspricht der bei den Amphibien und Reptilien als „Foramen interosseum“ bezeichneten Durchgangsstelle der Arteria perforans durch den Carpus und Tarsus.

Nachdem wir nun die Entwicklung der Säugetier-Extremität bis hierher verfolgt haben, möchte ich darauf hinweisen, dass Steiner in seiner Arbeit über die Entwicklung des Vogelflügelskeletts (1922) ähnliche Verhältnisse bei der Skelettentwicklung der Vögel beobachtet hat (vgl. auch Schestakowa, 1927). Er hält sie für massgebend für die Gliedmassenentwicklung aller höheren Wirbeltiere und fasst sie in einer späteren Arbeit (1935) folgendermassen zusammen: „Zu diesen Eigentümlichkeiten (der frühesten Anlage des Gliedmassenskeletts der höheren Wirbeltiere) gehört erstens die Tatsache, dass diese erste Skelettanlage stets in der Gestalt eines deutlich gegabelten, verdichteten Mesenchymstreifens in Erscheinung tritt. Von dieser Gabel liegt der kräftigere Ast längs des hinteren Randes der späteren Extremität. Er stellt in gerader Richtung die Anlage des Humerus (Femur), der Ulna (Fibula) und des Ulnare (Fibulare) dar. Der schwächere Ast scheint bloss einen von ihm sich abzweigenden Nebenast zu bilden und enthält die Anlage des Radius (Tibia) und des Radiale (Tibiale). Der von beiden Ästen gebildete Winkel ist anfänglich sehr beträchtlich und kann bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren 60—70° betragen, bei Urodelen sogar beinahe 90°; d. h. der radiale Ast steht anfänglich senkrecht zum humeralen Hauptstrahle. Wie die spätere Entwicklung zeigt, divergiert nun dieser erste Seitenast von der distalen Artikulationsstelle des Humerus mit der Ulna und endigt in der rudimentären Anlage des Praepollex (vgl. Emery und Steiner). Der erste Fingerstrahl, der nach der Ansicht der meisten Autoren die Fortsetzung von Radius und Radiale bilden soll, steht bei allen Tetrapoden mit diesen bestimmt nicht in irgendwelcher ursprünglicher Beziehung. Dagegen bildet er die distale Endigung eines zweiten Seitenastes, der nicht viel später als der radiale Ast embryonal in Erscheinung tritt und zwar wiederum von der Hauptachse divergierend unter einem ähnlichen Winkel und in der gleichen Richtung wie der radiale Ast. Er entspringt am distalen Ende der Ulna und stellt den Strahl des Intermedium dar. Schon Gegenbaur stellte fest, dass das Intermedium stets in enger Beziehung zur Ulna stehe; in der Tat führt sein Strahl von der Ulna über das Intermedium und über zwei ursprünglich in der Reihe hintereinander gelegene Centralia zum ersten Finger. Es folgt nun ein weiterer Strahl, der vom distalen Ende des Ulnare wieder unter beinahe rechtem Winkel ausgeht, ebenfalls über zwei Centralia sich fortsetzt und im zweiten Finger endigt. Endlich finden wir noch einen weiteren Nebenstrahl, der vom vierten Basale (Carpale 4 oder Tarsale 4) ausgeht und den dritten Finger bildet, während es für den vierten und fünften Fingerstrahl schon schwieriger ist zu entscheiden, ob sie ebenfalls noch Seitenzweige darstellen oder in der Fortsetzung der Hauptachse selbst liegen.“ Dass diese Interpretation der Extremitäten-Skelettanlage höherer Wirbeltiere auch auf diejenige der Säugetiere übertragen werden kann, haben wir aus den Frühstadien ihrer Entwicklung bereits ersehen. Im übrigen geht aus diesen Ausführungen Steiner's klar die ursprünglich streng seriale Anordnung der Carpal- und Tarsalelementanlagen hervor. Unter anderem ist auch die bedeu-

tungsvolle Tatsache darin enthalten, dass in der ursprünglichen Anlage der Tetrapoden-Extremität vier Centralia anzunehmen sind, die allerdings nicht in einer Reihe nebeneinander liegen (vgl. Dollo, 1929), sondern paarweise aufeinanderfolgend angeordnet sind. Längere Zeit (seit Gegenbaur) wurde es (wie ich schon erwähnte) als erwiesen angesehen, dass der Urtypus der Tetrapoden-Extremität zwei Centralia enthielt. Im Jahre 1886 gelang es jedoch Baur, an dem Stegocephalen *Archegosaurus* vier Centralia nachzuweisen. Dieser Befund wurde später an anderen Stegocephalen bestätigt, so bei *Trematops* (Williston, 1909) und *Eryops* (Gregory, Miner und Noble, 1923). Schmalhausen (1910) gelang es als erstem, an einem rezenten Tetrapoden, einer primitiven Urodelenart *(Salamandrella)*, embryonal vier Centralia nachzuweisen, ein Befund, der sich gelegentlich auch für andere Urodelen als richtig erwies. Schliesslich konnte Steiner an Embryonen von Vögeln (1922) und Reptilien (1935) ebenfalls die Anlage von vier Centralia wahrscheinlich machen. Die Säugetiere wurden auch in bezug auf diese Verhältnisse noch wenig untersucht; doch kam schon Schmalhausen (1908) zu dem Schluss, dass auch bei den Vorfahren der Mammalier mindestens drei Centralia vorhanden gewesen sein mussten. In den nachstehenden Untersuchungen ist auch diesen Verhältnissen bei der Anlage der Säugetier-Extremität alle Aufmerksamkeit geschenkt worden.

B. Die späteren Stadien.

Als gemeinsam sei für alle folgenden Entwicklungsstadien einleitend erwähnt, dass gleichzeitig mit der echten Verknorpelung der proximalen Teile der Skelettanlage (Stylopodium und Zeugopodium) nun auch die einzelnen Carpal- resp. Tarsalelemente erkennbar werden und die Finger- und Zehenanlagen sich deutlicher anzulegen beginnen.

Mit Bezug auf die von Steiner 1935 (siehe oben) für Vögel, Reptilien und niedere Tetrapoden wahrscheinlich gemachte Entwicklung des Extremitätenskelettes kann ich nunmehr auch für die Säugetiere bestätigen, dass sie genau dem dort skizzierten Entwicklungsgange folgen: auch bei ihnen gehen Humerus (Femur), Ulna (Fibula) und Ulnare (Fibulare) in gerader, proximo-distaler Reihenfolge aus der ursprünglichen Basalplatte hervor. Im ersten Radius gelangen Radius (Tibia) und Radiale (Tibiale) zur Ausbildung. Wichtig ist darauf hinzuweisen, dass dieser erste Radius auch bei den Mammalia stets in einer meist sehr deutlich entwickelten Praepollex-(Praehallux-)Anlage endigt. Der zweite Radius ist besonders typisch; denn aus ihm gehen das Intermedium

und die Reihe der zwei radialen (resp. tibialen) Centralia hervor, und er endigt im ersten, echten Finger- (Zehen-) Strahl. Typisch ist an ihm besonders seine Ausgangsstelle, das vordere Ulna- (Fibula-) Ende, von wo er schräg nach vorn zum cephalen Rand der Extremitätenplatte zieht. Sehr deutlich ist er anfangs stets vom ersten Radius, d.h. vom Radius- oder Tibia-Ende (Praepollex sive Praehallux) durch eine breite, helle Gewebelücke getrennt. Dritter und vierter Radius sind bei den Säugetieren nur selten noch als getrennte Nebenstrahlen zu unterscheiden; vielmehr geht vom Ulnare (Fibulare) meist ein gemeinsamer, dichterer Gewebestrang hinüber zur Anlage des zweiten und dritten echten Fingers (resp. Zehe). In diesem verdichteten Mesenchymkomplex erscheinen dann als erste Knorpelkerne die Carpalia (Tarsalia) 2 und 3, während im dazwischen liegenden Gewebe (zwischen den Carpalia sive Tarsalia und dem Ulnare s. Fibulare) konstant wenigstens ein weiterer Knorpelkern auftritt, der als ein Centrale ulnare resp. fibulare anzusprechen ist. Distal vom Ulnare (Fibulare) kommt recht frühzeitig stets ein grosser Knorpelkern zum Vorschein, das Carpale 4 resp. Tarsale 4, das scheinbar in der geraden Fortsetzung der Linie der im hinteren Extremitätenrand gelegenen Skelettelemente liegt. Es würde somit noch der ursprünglichen Basalplatte angehören, die damit im vierten Finger resp. Zehe endigt. Es könnte allerdings auch ein Endigen der ursprünglichen Basalplatte im fünften Finger (Zehe) angenommen werden, der ebenfalls vom Carpale (resp. Tarsale) 4 ausginge; doch erscheint mir diese Auffassung recht fraglich, wie mehrere Beispiele zeigen werden. Erwähnt sei noch, worauf schon verschiedene Beobachter (Rabl, 1901, Braus, 1904) aufmerksam gemacht haben, dass die Differenzierung der Fingeranlagen, speziell der Metacarpalia und Metatarsalia, jener der meisten übrigen Carpal- und Tarsalelemente vorauseilt. Man wird wohl darin wiederum eine Bestätigung der wohlbekannten Erscheinung erblicken dürfen, dass jene Teile eines Organs, welche im Endzustande an den exponiertesten Stellen gelegen und deshalb den grössten Umformungen und der stärksten Beanspruchung ausgesetzt sind (und das gilt offenbar für die Finger und Zehen der Säugetierextremität), in ihrer Embryogenese auch eine frühzeitigere und damit länger dauernde Differenzierung aufweisen, als die mehr konservativ oder gar rudimentär sich verhaltenden Bezirke. In diesem Sinne verhält sich in der

ganzen Extremität wohl der Abschnitt des Basipodiums gegenüber allen übrigen (Akro-, Meta-, Zeugo-, Stylopodium) am konservativsten und ursprünglichsten, so dass gerade ihm in phylogenetischer Beziehung die grösste Bedeutung zukommt.

Mit der weiteren Entwicklung beginnen sich durch verschiedene funktionelle Beanspruchung bedingte Unterschiede im Bau der Extremitäten nicht nur zwischen den Gliedmassen der verschiedenen Säugetiergruppen, sondern auch zwischen Vorder- und Hinterextremität bemerkbar zu machen. Es erscheint daher empfehlenswert, im folgenden Vorder- und Hinterextremität getrennt zu behandeln, und, soweit ich sie untersuchen konnte, auch die verschiedenen Säugetiergruppen gesondert zu betrachten.

1. **Primates.**

a) *Homo sapiens* L.

Vorderextremität.

Unter allen Säugetieren zeichnen sich zweifellos die Primaten durch den primitiven Aufbau der Extremität aus. Dies liess sich wiederum bestätigen an den Extremitäten einiger verschiedener Embryonal- und Fötalstadien des Menschen.

Das jüngste der von mir bearbeiteten Stadien, bei welchem eine Gesamtlänge des Embryos von 15 mm angegeben war, entspricht in seiner Entwicklung einer Stufe, die jener in Abbildung 6 von *Cavia* dargestellten folgen würde. Die Ausbildung der einzelnen Elemente innerhalb ihrer Radien hat hier begonnen (Abb. 7). Auf den ersten Blick zeigt es sich, dass der Hauptteil der Anlage der Handwurzel von dem ehemaligen Basalstrang ausgeht, der nunmehr gegliedert ist in Humerus, Ulna und Ulnare. Im einzelnen ist folgendes zu beobachten: Ulna und Radius sind knorplig, während sich die Fingerstrahlen II, III, IV und V mit ihren Carpalia sowie das Ulnare (Triquetrum) noch im Übergang von Vorknorpel zu Knorpel befinden. Die übrigen Elemente zeigen noch vorknorpelige Struktur oder sind erst als Mesenchymverdichtungen zu erkennen. Von den dem ersten Radius oder radialen Seitenstrang zugehörigen Elementen ist ausser dem Radius nur ein der radio-distalen Ecke desselben vorgelagerter, kleiner, vorknorpeliger Praepollex sichtbar, der sich bereits etwas gegen den ersten Fingerstrahl zu verschoben hat. Dagegen lassen sich im zweiten Radius oder intermedialen Strang schon folgende Elemente fesstellen: Dem distalen Ende der Ulna liegt seitlich das vorläufig nur als längliche, kleine Mesenchymverdichtung sichtbare

Intermedium (Lunatum) an; dieses geht über in ein langgezogenes, deutlich zweiteiliges Element, das in enger Berührung mit dem Radius steht und ohne Zweifel dem Centrale radiale proximale + distale (späteres Naviculare oder Scaphoid) entspricht; und endlich folgt nach einem helleren Zwischenraum das mit dem ersten Fingerstrahl noch in enger Verbindung stehende Carpale 1 (Trapezium). Da alle diese Elemente in einer geraden Linie liegen, ist an ihrer Zugehörigkeit zu ein und demselben zweiten Seitenstrang in dem einleitend erwähnten Sinne nicht zu zweifeln. Schon LEBOUCQ (1886) wies auf diese klaren Verhältnisse beim Menschen hin. In dem folgenden, dritten Seitenstrang ist in einiger Entfernung von dem schon recht grossen Ulnare, distal vom Centrale radiale gelegen, ein kleineres und längliches mesenchymatisches Element zu sehen, das dieser typischen Lage nach als ein Centrale ulnare (wahrscheinlich distale) anzusprechen ist. Ihm schliesst sich das schon selbständige Carpale 2 (Trapezoid) mit dem zweiten Fingerstrahl an. Zu bemerken ist hier, dass das Carpale 1 sich ziemlich weit unter das Carpale 2 hineinschiebt, eine Eigentümlichkeit, der wir bei den Säugetieren noch häufig begegnen werden. Auf das Ulnare folgt in gerader Richtung das grosse, rundliche Carpale 4 (Hamatum), das den vierten Fingerstrahl trägt. Radial neben ihm liegt das etwas kleinere Carpale 3 als Ausgangspunkt des dritten Fingerstrahls. Der fünfte Fingerstrahl scheint interessanter Weise in keinerlei Beziehung zum Carpale 4 (von dem man bisher annahm, dass es auch das Carpale 5 enthielte) zu stehen, sondern geht deutlich vom Ulnare aus. Neben letzterem, am ulnaren Rand der Extremität, bemerken wir noch eine kleine, stabförmige Ansammlung von Mesenchymzellen, vielleicht das Rudiment der Anlage eines überzähligen Fingerstrahls, eines Post-

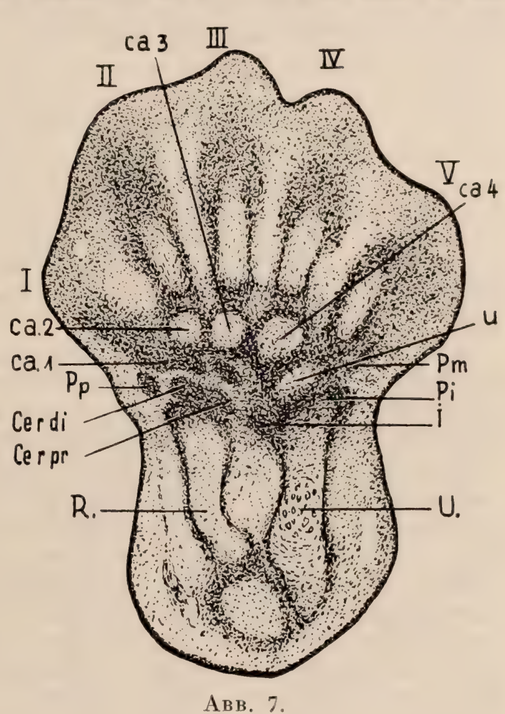


ABB. 7.
Homo sapiens L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 15 mm N.-S.-L. Freies Centrale ulnare unter dem ca 3 sichtbar.

minimus. Es scheint nicht ausgeschlossen, dass dieser in Beziehung steht zu dem am ulno-distalen Ende der Ulna in Form einer starken Mesenchymverdichtung sichtbaren Pisiforme, welches sich allerdings mehr in einer palmaren Lage, also gegen die Handfläche zu entwickelt.

Eine weitere Schnittserie stammt von einem älteren Embryo, dessen Carpus sich bereits im Knorpelstadium befindet. Nur der rudimentäre Praepollex, der auf einigen Schnitten in der Palmarseite der Hand neben dem Carpale 1 erscheint, präsentiert sich noch als Vorknorpelelement. Alle Carpalelemente stehen nun in direkter Berührung miteinander. Das Intermedium hat stark an Grösse zugenommen. Die doppelte Anlage des Centrale radiale ist nicht mehr deutlich zu erkennen; das hier noch selbständige Centrale ulnare steht kurz vor der Verschmelzung mit ersterem. Dieses bei menschlichen Embryonen also noch freie Centrale ulnare erwähnen schon Baur (1885) und Thilenius (1894). Beim Erwachsenen dagegen kommt es nur in etwa 1% der Fälle als freies Element vor (Virchow, 1929). Am ulnaren Rand der Skelettanlage schickt die Ulna einen langen Vorsprung gegen den fünften Finger vor (Processus styloideus ulnae). Das Pisiforme ist palmar unter dem Ulna-Ende zu finden.

In einem noch älteren Stadium lässt sich der Praepollex nicht mehr feststellen. Das bisher freie Centrale ulnare ist nun mit dem Centrale radiale verschmolzen, doch lässt sich seine selbständige Entstehung noch deutlich durch ein eigenes Knorpelzentrum erkennen.

Dass unter allen Mammaliern die Embryonalentwicklung und der Aufbau der Extremität des Menschen am häufigsten und eingehendsten untersucht worden ist, erscheint aus naheliegenden Gründen verständlich. Doch wurden die Ergebnisse meist nur vom anatomischen Standpunkte aus gewertet. Alle „überzähligen“ Elemente in Carpus und Tarsus (als Norm gilt für die kanonischen Elemente im allgemeinen in der Handwurzel die Zahl 8, in der Fusswurzel die Zahl 7) wurden entweder als Sesambeine oder als pathologische Bildungen (Knorpel- oder Knochenabsprengungen usw.) angesehen. Dass solche überzähligen Elemente ziemlich häufig vorkommen, stellt schon Thilenius (1894) fest, findet er doch in einer grossen Anzahl menschlicher Hände im ganzen 13 verschiedene solche Elemente. Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus betrachtet erscheinen mir unter diesen allerdings nur diejenigen von Wert zu sein, welche einwandfrei als Anlagen eines Praepollex oder Postminimus, eines selbständigen Carpale oder Tarsale 5, oder doppelter Centralia radiala und ulnaria gedeutet werden könnten. Leider kann auf die nähere Identifizierung all dieser Elemente hier nicht näher eingetreten werden, da hierzu ein beträchtlich grösseres Vergleichsmaterial, als es mir zur Verfügung gestanden hat, herangezogen werden müsste (vgl. auch Braus, 1906).

Hinterextremität.

Die Hinterextremität des 15 mm langen Embryos zeigt im Schnitt ein geradezu klassisches Bild der primitiven Anlage nicht nur eines Säugetier-, sondern ganz allgemein eines Tetrapoden-Extremitätenskeletts, weshalb hier auf eine bildliche Darstellung besonders Gewicht gelegt wurde (Abb. 8). Gegenüber der Vorderextremität ist sie wie gewohnt wieder recht stark in der Entwicklung zurück. Nur Fibula und Tibia sowie das Tarsale 4 (Cuboid) zeigen schon Knorpelstruktur, während die ganze übrige Anlage sich noch in vorknorpeligem Zustand befindet. Durch eine besonders breite, helle Zone ist der tibiale Strang vom intermedialen getrennt. Sein gegen den Rand der Extremität leicht umgebogenes Ende zeigt noch vorknorpelige Struktur, und nach allem bisher Gesagten erscheint es einleuchtend, dass wir darin die Anlage des echten Tibiale und anschliessend des Praehallux vor uns haben. Der intermediale Strang ist gegenüber dem entsprechenden in der Vorderextremität viel deutlicher und breiter. Wie gewohnt verläuft er in die erste Zehe (Hallux), wobei recht deutlich an seiner Ausgangsstelle von der Fibula das Bildungsgewebe eines grossen Intermediums sichtbar wird, an welches sich nach einer unbedeutenden Verengerung und Knickung ein sehr langer Gewebestreifen anschliesst, der durchaus den Anlagen der zwei aufeinanderfolgenden Centralia tibialia entsprechen kann (obwohl ihre getrennte Anlage nicht zu erkennen ist), um endlich die Anlage des Tarsale 1 noch eben auftreten zu lassen. Von der Anlage des Fibulare aus zieht neben dem schon gut sichtbaren Tarsale 4 ein dritter Gewebestreifen parallel zum intermedialen Strang, typisch durch das Foramen interosseum von ihm getrennt, hinüber zur zweiten Zehen-

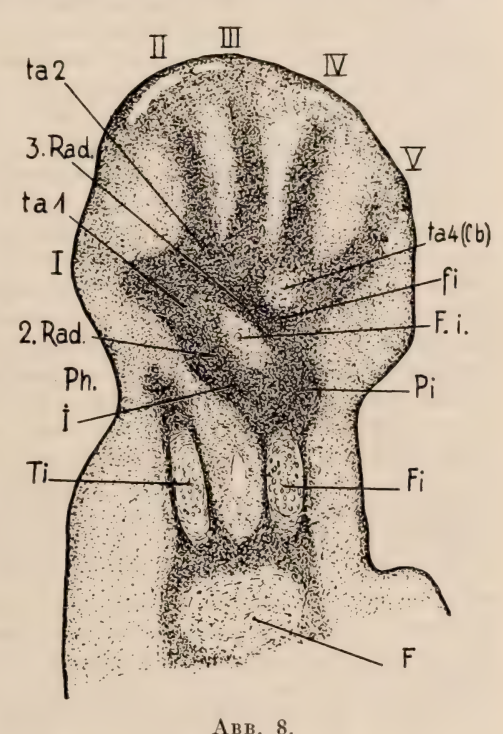


Abb. 8.
Homo sapiens L.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 15 mm N.-S.-L.

anlage, wobei an deren Basis das Tarsale 2 auftaucht. In dem länglichen Gewebestreifen zwischen der Anlage des Fibulare und jener des Tarsale 2 haben wir die Anlage der beiden Centralia fibularia zu suchen, die allerdings als selbständige Elemente ebenfalls nicht zu erkennen sind. Die eingangs erwähnte, bogenförmige Anlage dieses dritten (und auch des vierten) Seitenstranges ist hier, im menschlichen Fusse, viel weniger ausgeprägt, wie ja auch die Zusammendrängung der auf der tibialen Seite des Tarsus gelegenen Elemente in diesem Stadium noch gar nicht eingeleitet ist. Wir müssen aus diesen Verhältnissen schliessen, dass hier tatsächlich Zustände festgehalten sind, welche in ihrer Ursprünglichkeit sogar an jene in der Extremitätenanlage der primitivsten heute lebenden Tetrapoden, der Urodelen, erinnern (vgl. Steiner, 1921).

Im Vergleich zur Vorderextremität wollen wir ferner noch folgende wichtige Abweichungen hervorheben: 1. Die ganze Skelettanlage erscheint gegenüber der Hand bedeutend mehr in die Länge gezogen. 2. Im Gegensatz zu den langen, dünnen Anlagen der Zehen II, III, IV und V ist die Anlage der ersten Zehe sehr kurz und breit und steht, was besonders bedeutungsvoll ist, deutlich in fast rechtem Winkel zur zweiten Zehe (siehe Tabelle 2). Wir haben es also bereits in diesem frühen Stadium mit einer stark opponierten Stellung des Hallux zu tun, im Gegensatz zu der Hand, an der man in der entsprechenden Entwicklungsstufe diese Feststellung kaum machen kann. Es erscheint somit als besonders bemerkenswert, dass in der Ontogenese der menschlichen Extremitäten in der Hintergliedmasse viel früher als in der Vorderextremität ein typischer Greiffuss mit opponiertem Hallux auftritt, dies umso mehr, als ja im Endstadium des menschlichen Fusses diese Opponierbarkeit wieder mehr und mehr rückgängig gemacht wird. Eine Deutung dieser Vorgänge soll später versucht werden.

Bei einem älteren Embryo ist auch der Fuss schon ins Knorpelstadium eingetreten. Alle Skelettelemente des Tarsus sind hier als selbständige Knorpel vorhanden. Dass der langgezogene Calcaneus aus zwei Teilen hervorgeht, lässt sich deutlich aus der Lagerung der Knorpelzellen feststellen. Der Fersenteil entspricht einem dem Pisiforme der Vorderextremität homodynamen Element, während das Fibulare den distalen Teil bildet. Ferner ist nach allem, was gesagt wurde, evident, dass der Astragalus in seinem Hauptteil aus einem Centrale tibiale hervorgeht und zwar dem Centrale tibiale proximale. Der Verbindungsteil, den er mit der Fibula besitzt, lässt auf das eigentliche Intermedium schliessen (Albrecht 1883); ein eigenes Bildungszentrum konnte ich aber darin nicht feststellen. Dagegen fand Baur (1886) im Knorpelstadium das Intermedium sogar als selbständiges Element vor. Ein doppelter Ursprung des Naviculare tarsi, das sich dem Astragalus anschliesst, wird von vielen Autoren angegeben, doch konnte ich diesen in den vorliegenden Stadien nicht beobachten. Es muss seiner Lage nach aus dem Centrale tibiale distale hervorgehen, während im Astragalus das Centrale tibiale proximale enthalten ist. Die erwähnte Doppelnatur des Naviculare deutet ferner darauf hin, dass sich auch das Centrale fibulare distale

mit ihm vereinigt hat, womit ein sehr interessanter homodynamer Vorgang zur Bildung des Naviculare carpi gegeben ist. Eine Zweiteilung der Anlage des Tarsale 1 wird von BARDELEBEN (1885) als konstant bei menschlichen Embryonen angegeben und findet nach den hier gegebenen Deutungsversuchen auch zwanglos eine Erklärung darin, dass der intermediale Strang, in welchem die erste Zehe zur Ausbildung gelangt, in der Region des Tarsale 1 sich an das Ende des tibialen Stranges anlegt, sodass im tibialen Teil der erwähnten doppelten Anlage wohl das Rudiment eines Praehallux zu suchen ist, während zwischen ihr und dem Tibiakopfe das eigentliche Tibiale gelegen sein müsste. Tatsächlich fand BARDELEBEN (1885) auch bei einem zweimonatigen Embryo ein kleines, selbständiges Tibiale neben dem Naviculare. Bei meinem begrenzten Material konnte ich jedoch diese Doppelanlagen im Bereiche des Tarsale 1 gleichfalls nicht einwandfrei beobachten. Von den drei Tarsalia (Cuneiformia), die sich dem Naviculare anschliessen, ist das Tarsale 1 das längste. Es trägt das Metatarsale I, das breiter und kürzer ist als die übrigen Metatarsalia. Die erste Zehe beginnt ihre extrem opponierte Stellung, die wir im jüngeren Stadium beobachteten, wieder rückgängig zu machen, ist aber immer noch etwas kürzer als die übrigen Zehen. Das grosse Tarsale 4 (Cuboid) zeigt auf einigen Schnitten an der fibulo-distalen Ecke, wo das Metatarsale V anliegt, einen kleinen Vorsprung, von dem angenommen werden könnte, dass er dem Tarsale 5 entspricht, das von dem Tarsale 4 absorbiert worden wäre.

Wie die obige Schilderung der Ontogenese von Hand und Fuss des Menschen gezeigt hat, bleiben trotz ihrer Ursprünglichkeit eine Reihe von Fragen betreffend den primitiven Aufbau der Mammalier-Extremitäten noch unentschieden. Es frägt sich nun, ob ein Vertreter der niedriger stehenden Primaten, als welche wir die Halbaffen (Prosimia) zu bezeichnen haben, hier eher imstande ist, weiteren Aufschluss zu geben. Die mir zur Verfügung stehende, seltene Reihe aufeinanderfolgender Embryonalstadien von *Microcebus myoxinus* Ptrs. zeigte nun folgende Verhältnisse:

b) *Microcebus myoxinus* Ptrs.

Vorderextremität.

Der jüngste Embryo mit einer Nacken-Steiss-Länge von 7,8 mm besitzt noch paddelförmige Extremitäten, von denen die vorderen noch keine Pronation zeigen und lediglich gegen die Bauchunterseite gewendet sind (vgl. Tafel I, Fig. 1). Eine Schnittserie durch dieselbe ergab ein sehr interessantes Bild, das direkt als Vorstufe zu dem in Abbildung 7 dargestellten Stadium der menschlichen Hand bezeichnet werden könnte (vgl. Abb. 9): Humerus sowie Ulna und Radius beginnen eben

zu verknorpeln, während die übrige Skelettanlage noch teils aus verdichtetem Mesenchymgewebe, teils aus Vorknorpel besteht. Der radiale Strang läuft in eine breite Verdichtung aus, die nach dem Rande der Extremität umbiegt und die Anlage des Radiale und des Praepollex darstellt. Der vom radiodistalen Ende der Ulna ausgehende intermediale Strang ist sehr deutlich sichtbar, wenn auch schmal und lang, und scheint, ähnlich wie der radiale, von dem er nur durch etwas helleres Gewebe getrennt ist, nach dem radialen Rande umzubiegen, um sich dort dem Ende des ersten Seitenstranges anzulegen. An dieser Stelle ist der Komplex der Centralia radialia zu suchen. Interessanter Weise scheint der breite, helle Gewebestreifen, der sonst den intermedialen Strang vom radialen trennt, hier zwischen der Anlage des ersten Fingers und dem Ende des radialen Stranges durch den intermedialen Strang hindurch zu gehen, um sich mit dem Raume, in welchem das Foramen interosseum liegt, zu vereinigen. Ähnliche Verhältnisse sind auch noch im älteren Stadium der menschlichen Hand, das in Abbildung 7 abgebildet wurde, zu erkennen. Ich glaube, dass sich darin im Carpus von *Microcebus* und *Homo* schon frühzeitig die radialwärts gerichtete Zusammendrängung des intermedialen Stranges zu erkennen gibt.

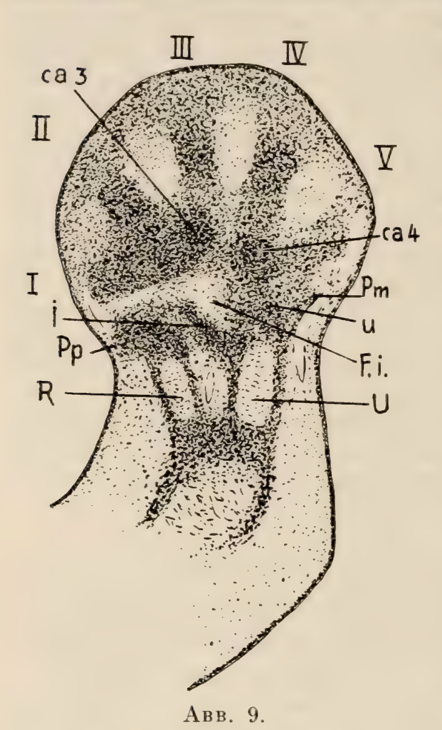


Abb. 9.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 7,8 mm N.-S.-L.

Trotzdem erscheint die erste Anlage des Extremitätenskeletts, soweit sie aus dem vorliegenden Stadium zu erkennen ist, sehr ursprünglich und ist ohne weiteres auf die Verhältnisse bei den primitiven Tetrapoden zu beziehen. Der übrige Teil des Carpus besteht aus einer zusammenhängenden Mesenchymmasse, die im grossen Bogen vom distalen Ende der Ulna zum zweiten Finger hinüberzieht und den dritten und vierten Seitenstrang in sich vereinigt. Die davon ausgehenden Anlagen der übrigen Finger sind deutlich sichtbar in vier nach dem Aussenrande zu divergierenden Fingerstrahlen, von welchen der vierte am grössten erscheint. Zwei vorknorpelige Zentren an der Basis der dritten und vierten Fingeranlage treten als Carpale 3 und Carpale 4 (+ 5 ?) bereits in Erscheinung; ebenso ist die Anlage des Ulnare eben sichtbar geworden. Neben dieser,

nach dem Hinterrande des Extremität zu, divergiert eine kurze Gewebeverdichtung, welche, gleich wie bei *Homo*, als Postminimus gedeutet werden könnte und aus deren Basis später das Pisiforme hervorgeht.

Im nächsten Stadium, einem Embryo von 10,2 mm Nacken-Steiss-Länge, sind an den Vorderextremitäten auch äusserlich die ersten Fingeranlagen sichtbar (Tafel I, Fig. 2). Ausserdem macht sich aber bereits eine Drehung der ganzen Gliedmasse bemerkbar in der Weise, dass einerseits die Handplatte, welche bisher caudalwärts gerichtet war (vgl. Tafel I, Fig. 1), sich allmählich gegen den Kopf zu, also cranialwärts, wendet, während andererseits der vordere, radiale Rand der Extremität, welcher die Anlage des ersten Fingers enthält, sich nunmehr stark gegen den Rumpf neigt und dementsprechend der hintere, ulnare Rand mit der Anlage des fünften Fingers sich vom Rumpfe abzuheben beginnt. Durch diese Vorgänge kommt bereits eine klare Pronations-Stellung der Gliedmasse zustande. Die Schnitte ergeben eine fast bis in alle Einzelheiten übereinstimmende Anlage der Carpalelemente in der Hand von *Microcebus* und in jener von *Homo* (vgl. Abb. 10 mit Abb. 7). Humerus, Ulna und Radius sind fertig verknorpelt, während die Finger II, III, IV und V sich im Übergang von Vorknorpel zu Knorpel befinden. Der erste Finger und die vier hier bereits deutlich differenzierten Carpalia zeigen noch vorknorpelige Struktur. Der radiale Strang besteht auch hier wieder in der Hauptsache aus dem Radius, dem sich radio-distal ein deutlicher Gewebestreifen anschliesst, in welchem das eigentliche Radiale und der Praepollex liegen, letzterer in Gestalt eines starken, nach dem Extremitätenrande ziehenden Knorpelstabes. Der intermediale Strang erscheint hier in seinem Anfangsteil noch immer als schmaler Mesenchymstrang (eigentliches Inter-

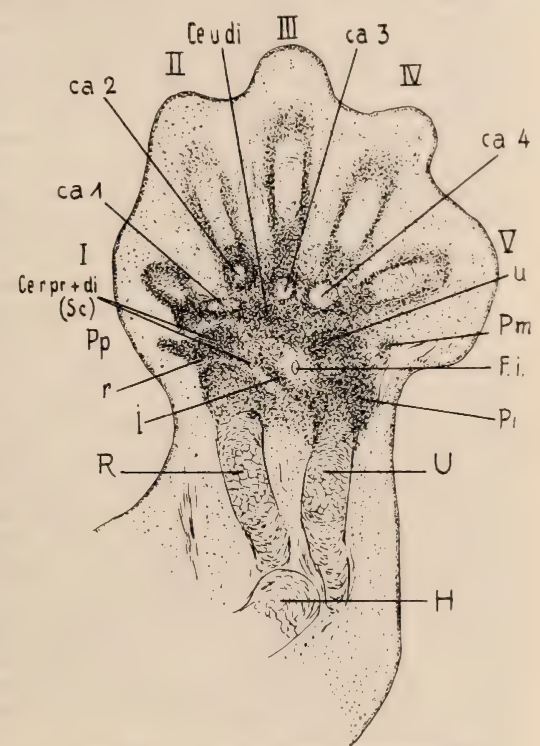


ABB. 10. — *Microcebus myoxinus* Ptrs. Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 10,2 mm N.-S.-L.

medium), der aber auf der Höhe des Praepollex in ein dunkles Vorknorpelelement übergeht, das dem Centrale radiale distale entspricht und dem sich weiterhin das Carpale 1 mit dem ersten Fingerstrahl anschliesst. Das Centrale radiale proximale muss im dazwischen liegenden Raume (zwischen Intermedium und Centrale radiale distale) zu suchen sein, in welchem aber hier ein distinktes Bildungszentrum kaum nachzuweisen ist. Vom Carpale 1 ist hier zu bemerken, dass es wiederum die merkwürdig länglich-flache Gestalt aufweist, und gegen die Mitte der Handwurzel unter das Carpale 2 verschoben ist. Es steht dadurch einerseits mit dem ersten Metacarpale nur an seiner inneren basalen Ecke in Verbindung und berührt andererseits das Carpale 2 basal, statt seitlich. In gerader Richtung schliesst sich der Ulna das vorknorpelige Ulnare an, von welchem hier sehr deutlich der dritte Seitenstrang ausgeht. Ähnlich wie beim Menschen lässt sich in diesem eine grössere, neben dem Carpale 1 und unter dem Carpale 3 gelegene Verdichtung feststellen, die wieder auf die Anlage des Centrale ulnare distale schliessen lässt. Zwischen ihr und dem Ulnare ist reichlich Platz ausgespart für das Centrale ulnare proximale, das aber ebenfalls nicht als distinkte Anlage in Erscheinung tritt. In der Fortsetzung des Centrale ulnare distale folgt das Carpale 2, das durch Mesenchymgewebe noch in Verbindung mit dem zweiten Metacarpale steht. Zweiter und dritter Seitenstrang sind immer noch durch eine helle, das Foramen interosseum einschliessende Zone getrennt. An gleicher Stelle wie bei *Homo* liegen auch hier die Carpalia 3 und 4, wobei auffällt, dass vom grösseren Carpale 4 sowohl der vierte, wie auch der fünfte Fingerstrahl auszugehen scheinen. Von einem Carpale 5 ist keine Spur zu sehen. Zu erwähnen bleibt schliesslich noch eine starke Vorknorpelverdichtung an der ulnaren Seite des distalen Ulna-Endes, die als deutliche Anlage des Pisiforme anzusprechen ist. Interessanter Weise schliesst sich dieser noch eine kleine, rundliche Ansammlung von Mesenchymzellen an, die neben dem Ulnare gelegen und wohl wieder als Rudiment eines Postminimus anzusehen ist.

Wir kommen nun zu einem Embryo mit einer Nacken-Steiss-Länge von 11 mm (Tafel I, Fig. 3), dessen Extremitäten bereits gut ausgebildete Finger (und Zehen) aufweisen. Die Vorderextremität befindet sich nun in einer vollständigen Pronations-Stellung; die Hand ist ausserdem stark palmarwärts gebeugt. Die Schnittserie (Abb. 11) lässt erkennen, dass bis auf den Praepollex nun alle Carpalelemente knorpelig sind und dicht aneinander rücken. Die hellen Zonen, die bisher die Seitenstränge voneinander trennten, sind verschwunden; doch ist die Zugehörigkeit der einzelnen Elemente zu letzteren ihrer Lage nach noch immer klar ersichtlich. Der noch immer vorknorpelige Praepollex schliesst sich der radio-distalen Ecke des Radius (in der eventuell das Rudiment des echten Radiale enthalten ist) an. Die dem intermedialen Strang zugehörigen Elemente liegen deutlich in einer Reihe hintereinander. Es sind dies, von der Ulna ausgehend, das kleine Intermedium, welches nunmehr der ulno-distalen Ecke des Radius anliegt, ferner ein grosses Element

am breiten Ende des Radius, das dem Komplex der Centralia radiala entspricht, das Carpale 1, das durch seine besondere Form und Lage auffällt (siehe oben) und der erste Finger. Das Ulnare ist ein grosses, rhombisches Knorpelelement geworden. Ein kleineres Element, der Komplex der Centralia ulnaria, ist in Richtung des dritten Seitenstranges, also vom Ulnare aus gegen den zweiten Finger zu, stark in die Länge gezogen. Ihm schliesst sich das Carpale 2 an, das noch immer mit dem zweiten Metacarpale in enger Verbindung steht. Das Carpale 3 dagegen hat sich vom dritten Fingerstrahl deutlich abgegrenzt und ebenfalls eine längliche Form angenommen, die für viele Säuger bei diesem Element typisch ist. Das Carpale 4 endlich hat eine mächtige keilförmige Gestalt angenommen, deren äussere, breite Seite die Finger IV und V trägt, während die Spitze bis in die Mitte des Carpus reicht. Zu erwähnen ist noch das Pisiforme unterhalb, also palmar, der Berührungsstelle von Ulna und Ulnare. Irgend eine Andeutung eines Postminimus lässt sich nicht mehr feststellen.

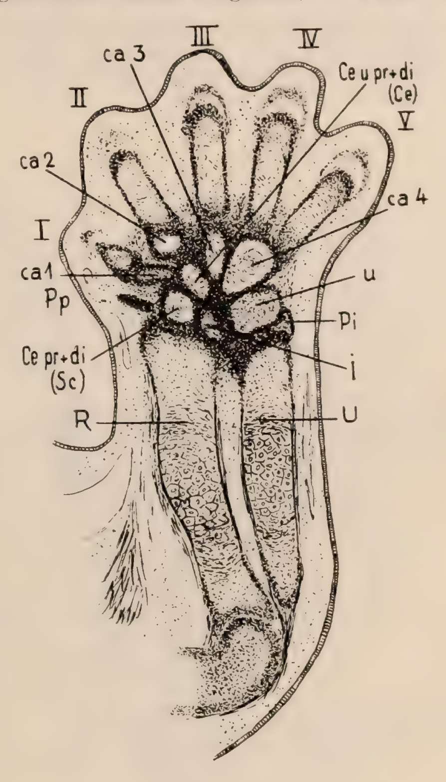


Abb. 11.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 11 mm N.-S.-L.

An einem noch etwas späteren Stadium, einem Embryo von 12,5 mm Nacken-Steiss-Länge (Tafel I, Fig. 4), zeigt es sich, dass die Pronation der Vorderextremität so stark ist, dass nunmehr der Handrücken cranialwärts, die Handfläche caudalwärts gerichtet ist. Gelenke und Finger sind auch äusserlich vollständig ausgebildet, an letzteren wird sogar die Anlage der Nägel sichtbar. Die Lageverhältnisse der Carpalelemente haben sich im allgemeinen dem vorhergehenden Stadium gegenüber nicht stark geändert. Am interessantesten erscheint das Persistieren des Intermediums als ein deutliches, wenn auch kleines Element an seinem typischen Ort und in typischer Form, wie es auch bei niederen Tetrapoden nachgewiesen werden kann. Der Praepollex zeigt nunmehr auch knorpelige Struktur, während das eigentliche Radiale noch als eine konische Gewebeverdichtung am radialen Ende des Radius-

kopfes zu erkennen ist. Der Komplex der Centralia radialia sowie jener der Centralia ulnaria haben noch stark an Grösse zugenommen, wobei sehr schwer zu sagen ist, ob in denselben die einander entsprechenden Centralia proximalia wirklich aufgegangen sind, oder ob sie nur aus den Centralia distalia bestehen. Das Carpale 1 ist anscheinend sekundär wieder etwas nach aussen verdrängt worden und liegt nicht mehr direkt unter dem Carpale 2, sondern seitlich neben ihm. Der Daumen hat aber immer noch eine deutlich opponierte Stellung. Die basale Epiphyse seines Metacarpale artikuliert sowohl mit dem Carpale 2 als auch mit dem Metacarpale II. In Lage und Form gegenüber dem vorhergehenden Stadium gleichgeblieben sind das Carpale 3, das Carpale 4 und das immer grösser werdende Pisiforme. Dagegen erscheint das Ulnare etwas abgeplattet.

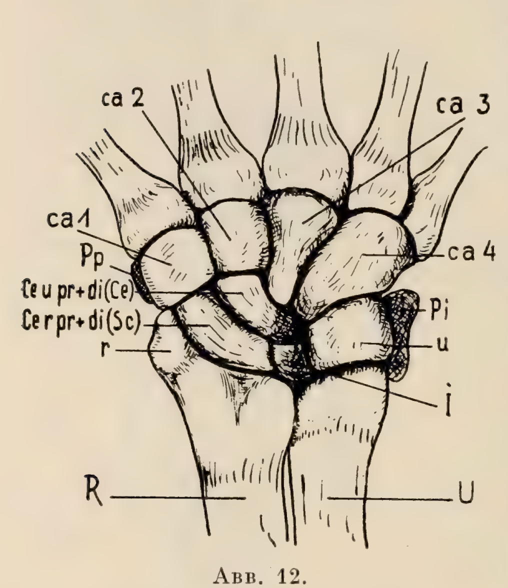


Abb. 12.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Handskelett des adulten Tieres.

Zur Ergänzung dieser schönen Reihe von Embryonalstadien von *Microcebus* möchte ich hier noch kurz auf die Zusammensetzung des adulten Handskelettes dieses Halbaffen hinweisen (Abb. 12). Erstaunlich deutlich kommt hier immer noch die seriale Anordnung der Carpal elemente (besonders im Bereich des zweiten und dritten Seitenstranges) zum Ausdruck. Ein lang ausgezogener Fortsatz an der radialen Seite des Radius-Kopfes lässt auf das echte Radiale schliessen; der ihm folgende Praepollex ist palmarwärts unter das Carpale 1 verschoben Immer noch ein vollkommen selbständiges Element ist das kleine Intermedium, das im Winkel zwischen Radius- und Ulna-Kopf liegt. Ihm folgen nacheinander das längliche Centrale radiale (proximale + distale), das kräftige Carpale 1 und der erste Finger. Parallel zu dieser Reihe schliesst sich dem Ulnare das ebenfalls längliche Centrale ulnare (proximale + distale ?) an, gefolgt von Carpale 2 und zweitem Finger. Bemerkenswert ist, dass Carpale 1 und 2 nunmehr an Grösse und Form fast gleichwertig sind und nebeneinander liegen. Die Opposition des ersten Fingers kommt nicht mehr stark zum Ausdruck. Das Carpale 3 ist von typischer Gestalt, indem es mit einem langen Fortsatz an das Centrale ulnare stösst, was übrigens das grösste Element des Carpus,

das Carpale 4, in ähnlicher Weise tut. Letzteres trägt wie gewohnt den vierten und fünften Finger. Endlich ist noch das Pisiforme zu erwähnen, das als recht grosses Element an der Unterseite des Ulnare liegt.

Rückblickend auf die Ontogenese der Hand von *Microcebus* ist zu sagen, dass, der frühesten Anlage und späteren Anordnung aller Skelettelemente zufolge, ohne weiteres ein Vergleich der Handanlage dieses ursprünglichen Säugetiers mit derjenigen des Menschen und darüber hinaus mit jener irgend eines niederen Tetrapoden möglich ist.

Hinterextremität.

Im Gegensatz zur Vorderextremität sind die Hinterextremitäten der beiden jüngsten von mir untersuchten Stadien noch keinen Stellungsänderungen unterworfen (vgl. Tafel I, Fig. 1 und 2). Die Schnitte durch die Anlage der Hinterextremität des Embryos von 7,8 mm Nacken-Steiss-Länge zeigen, wie früher schon erwähnt, ein geradezu klassisch zu nennendes Bild einer frühesten Tetrapoden-Skelettanlage (Abb. 13, Crossopterygier-Stufe nach Steiner, 1935, Fig. 2). Prächtig zu erkennen ist der Basalstrang, der scheinbar in der Anlage der vierten Zehe endigt, sowie drei streng von einander getrennte Seitenstränge. Von den übrigen Zehenanlagen sind noch die dritte und fünfte schwach angedeutet.

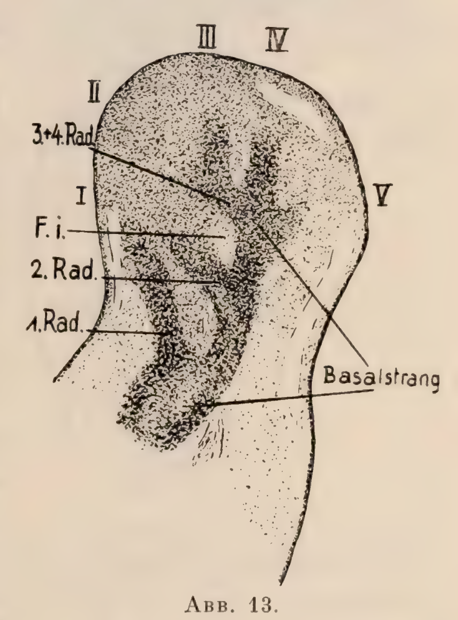


Abb. 13.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 7,8 mm N.-S.-L.

Im späteren Stadium (Nacken-Steiss-Länge 10,2 mm) machen sich dagegen schon einige für *Microcebus* spezifische Abwandlungen (Ausbildung des späteren, typischen Springfusses) bemerkbar, wenn auch die allgemeinen Grundzüge der Anlage immer noch die gleichen geblieben sind (Abb. 14). Klar voneinander getrennt erscheinen der tibiale und der intermediale Strang. Die knorpelige Tibia ist viel stärker und breiter als die Fibula, ein charakteristisches Primatenmerkmal. Ebenso wird der intermediale Strang, wie beim Menschen, im Gegensatz zur Vorder-

extremität viel breiter angelegt. Auch er erleidet auf der Höhe des Tibia-Endes eine Abknickung, die im Vergleich zum Menschen noch viel stärker ist. An dieser Stelle haben wir, wie schon erwähnt, die Grenze zwischen der Anlage des Intermediums und jener des Komplexes der beiden Centralia tibialia vor uns. Die erste Zehe, welche, wie beim Menschen, von Anfang an eine stark opponierte Stellung aufweist, bildet infolgedessen mit dem intermedialen Strang einen rechten Winkel. Die Abzweigungsstelle des intermedialen Stranges vom distalen Ende der Fibula erscheint als eine grosse Ansammlung von verdichtetem Gewebe, in welcher der Hauptteil des späteren Astragalus, das eigentliche Intermedium, zu suchen ist. Durch das Foramen interosseum von ihm getrennt liegt an typischer Stelle im Anschluss an die Anlage des Fibulakopfes das bereits knorpelige und hier schon länglich ausgezogene Fibulare, das den Hauptteil des späteren Calcaneus darstellt und welches fibularwärts in eine grössere Gewebeverdichtung übergeht, die unverkennbar der Anlage des Pisiforme entspricht. Dieser Fortsatz wird sich später zum Fersenteil des Calcaneus differenzieren. An das Fibulare schliesst sich eine vorknorpelige Verdichtung an, das spätere Tarsale 4 (Cuboid). Hier ist auffällig, dass die Anlage der fünften Zehe auf diesem Stadium nicht direkt vom Tarsale 4, sondern eher vom distalen Ende des Fibulare auszugehen scheint. Eine weitere, grosse Verdichtung ist noch zu erkennen am proximalen Ende der zweiten und dritten Zehenanlage (Tarsale 2 und 3). Alle diese Anlagen zusammen mit dem Ende des intermedialen Stranges umgeben im Zentrum des Tarsus einen hier noch von lockerem Bindegewebe ausgefüllten weiten Raum, welcher der Lage nach dem Komplex der Centralia fibularia entsprechen muss.

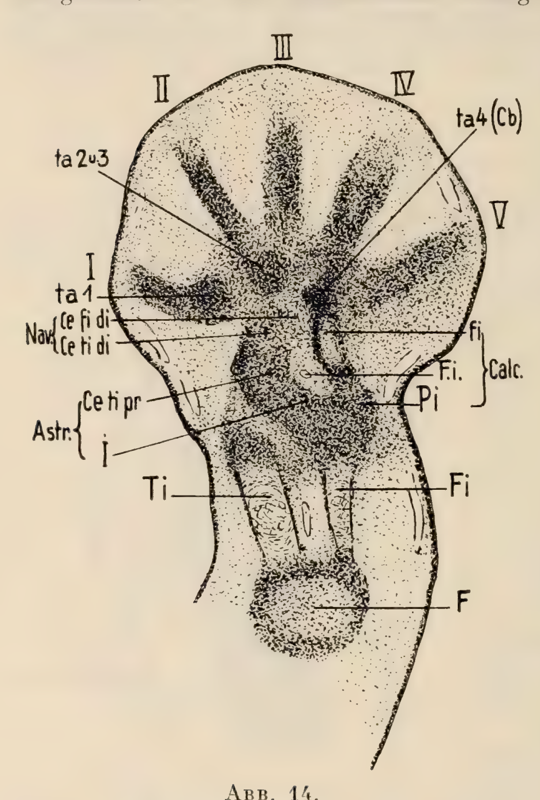


Abb. 14.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 10,2 mm N.-S.-L.

Er liegt auf gleicher Höhe mit jenem Teil des intermedialen Stranges, aus dem sich das Centrale tibiale distale entwickeln muss, sodass es den Anschein hat, wie wenn sowohl das Centrale tibiale distale als auch das Centrale fibulare distale Anteil an der Bildung des späteren Naviculare haben müssen. Im Gesamtbild der Tarsus-Anlage hat man den Eindruck einer sehr starken Längsstreckung, womit sich schon frühzeitig die einseitige Ausbildung des Fusses von *Microcebus* zur Springextremität zu erkennen gibt.

Diese Längsstreckung macht sich im folgenden Stadium, dem Embryo von 11 mm Länge, auch äusserlich bereits stark bemerkbar (vgl. Tafel I, Fig. 3). Im Gegensatz zur Vorderextremität findet hier keinerlei Pronation oder Torsion statt; die Hinterextremität wächst in gerader Richtung in die Länge, und nur ihr zehentragender Teil erfährt eine leichte Abknickung plantarwärts, sodass die Zehenanlagen von beiden Seiten scheinbar den Schwanz zu umfassen beginnen. Der Hallux zeigt hierbei wieder seine deutlich opponierte Stellung, sodass wir ohne weiteres die Anlage eines typischen Greiffusses erkennen können. Alle Tarsalelemente sind nun in diesem Stadium verknorpelt (Abb. 15). Die Tibia ist noch immer durch einen schmalen Streifen hellen Gewebes vom übrigen Tarsus getrennt. Bemerkenswert ist hier (wie übrigens auch schon leicht angedeutet im vorhergehenden Stadium), dass ihr äusseres distales Ende in eine breite, vorknorpelige Spitze ausgezogen ist. Es erscheint naheliegend, darin den Rest des echten Tibiale zu sehen. Am distalen Ende der Fibula dagegen befindet sich noch immer der dichte Gewebekomplex, der nun aber in distaler Richtung in zwei langgezogene,

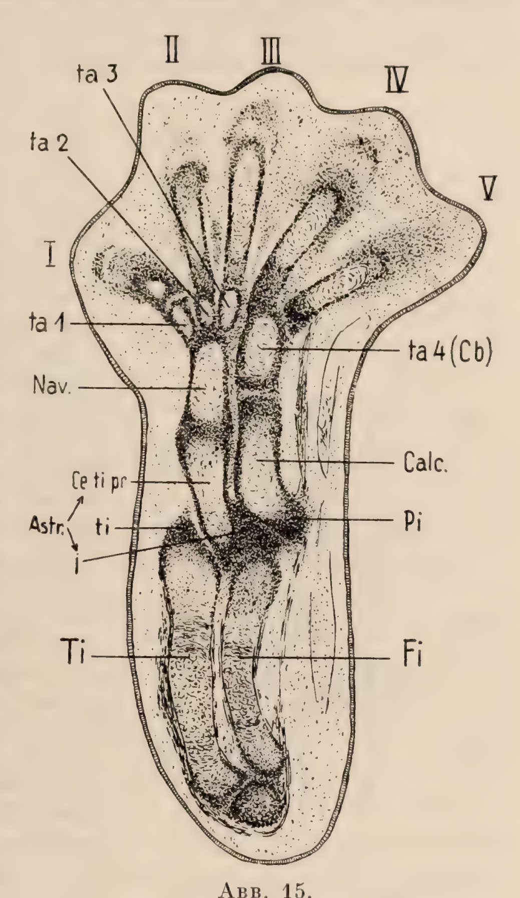


ABB. 15.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 11 mm N.-S.-L.

nebeneinanderliegende Knorpelelemente ausläuft, in den Astragalus auf der tibialen, in den Calcaneus auf der fibularen Seite. Zwischen beiden ist das Foramen interosseum deutlich sichtbar. Der Astragalus weist noch immer in seinem mittleren Teil eine Knickstelle auf, die auf seine doppelte Anlage aus Intermedium und Centrale tibiale proximale hindeutet. An den Astragalus legt sich als weiteres Element das Naviculare an, das nach dem schon Erwähnten als aus den verschmolzenen Centralia distalia (tibiale + fibulare) entstanden anzusehen ist, und auf welches dann die drei nebeneinanderliegenden Tarsalia 1, 2 und 3 folgen. Alle diese Elemente (besonders auch das Tarsale 4) weisen eine starke Längsstreckung auf. Viel deutlicher ersichtlich als in der Hand ist auch hier wieder die weggespreizte Stellung der ersten Zehe. Im Calcaneus haben wir in der Hauptsache das Fibulare vor uns; sein aus dem proximalen Gewebekomplex sich herausdifferenzierender plantarer Fortsatz jedoch entspricht dem Pisiforme des Carpus. Dem folgenden grossen Tarsale 4 ist das Metatarsale IV noch eng verbunden, während das Metatarsale V ihm nur leicht seitlich anliegt, aber nun doch deutlich von ihm auszugehen scheint.

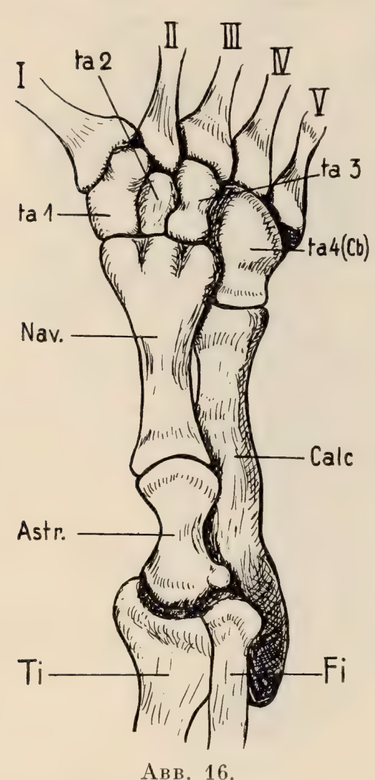


Abb. 16.
Microcebus myoxinus Ptrs.
Fusskelett des adulten Tieres.

Interessant ist die Stellung der Hinterextremitäten in dem ältesten von mir untersuchten Embryonalstadium (Nacken-Steiss-Länge 12,5 mm), was in Tafel I, Figur 4 besonders schön zum Ausdruck kommt. Das Längenwachstum ist nun soweit fortgeschritten, dass die Extremitäten den ventralwärts umgeschlagenen Schwanz gänzlich umschliessen und die Zehen sich eng berühren. Durch die stark ausgebildete Opposition der ersten Zehen sind typische Greiffüsse entstanden, die den Schwanz ähnlich einem Baumaste zu umklammern scheinen. Die Skelettanlage einer solchen Extremität zeigt im wesentlichen das gleiche Bild wie das der vorher beschriebenen; nur haben sich die dort noch etwas unklaren Verhältnisse am distalen Ende der Fibula nunmehr geklärt. Zwischen Fibula und Calcaneus schiebt sich nämlich ein Vorsprung des Astragalus, der eine bessere Gelenkverbindung zwischen letzterem und dem Fibulakopf herstellt. Auch hier ist noch im mittleren Teil zwischen

Calcaneus und Astragalus das typische Foramen interosseum vorhanden, das zum späteren Sinus tarsi wird. Bemerkenswert ist auch noch, dass von den drei dem Naviculare sich anschliessenden Tarsalia das Tarsale 1 das grösste und stärkste ist und in der schon beim Menschen erwähnten eigentümlichen Weise seitlich, ausser an dem viel kleineren Tarsale 2, auch ein Stück weit an dem Metatarsale II artikuliert. Anscheinend ermöglicht diese spezifische Entwicklung des Tarsale 1 der stark opponierten ersten Zehe einen viel grösseren Spielraum und trotzdem eine feste Verbindung mit dem Tarsus.

Vergleichsweise möchte ich auch hier noch auf die Verhältnisse im Fusse des adulten *Microcebus* hinweisen (Abb. 16). Was wieder stark ins Auge springt, ist die gewaltige Längsstreckung des überaus schmalen Tarsus, die ganz besonders den Calcaneus und das Naviculare betrifft. Sie muss als eine Anpassung an die springende und hüpfende Bewegungsweise angesehen werden (vgl. Weber, 1928). Dass die Hinterextremität aber bei diesem ausgesprochen arboricolen Tier ausserdem auch als Greiffuss ausgebildet ist, wird aus dem weggespreizten Hallux ersichtlich. In bezug auf Lage und Form der einzelnen Skelettelemente machen sich gegenüber den Verhältnissen im zuletzt beschriebenen Embryonalstadium sonst keine besonderen Veränderungen mehr bemerkbar.

Zusammenfassend ist über die Extremitätenentwicklung von *Microcebus* zu sagen, dass sich besonders in der Ontogenese der Vorderextremität einige so primitive Züge nachweisen lassen, dass ein weitgehender Vergleich mit den Verhältnissen in den ursprünglichen Tetrapoden-Extremitäten durchaus möglich erscheint. In der Hinterextremität macht die Spezialisierung in einen kombinierten Spring- und Greiffuss sich zwar schon früh bemerkbar, doch lassen sich auch hier die Grundzüge eines primitiven Extremitätenaufbaues feststellen. Diese frühzeitig eintretende Spezialisierung mag aber auch dafür verantwortlich sein, dass einige Fragen der Zusammensetzung der Elemente der Mammaliergliedmassen bei dieser sonst recht niedrigen Säugetierform nicht einwandfrei zu beantworten sind, sodass wir uns nun einigen anderen Mammaliertypen zuwenden wollen.

2. Insectivora.

Diese Säugetierordnung wird bekanntlich als die primitivste Gruppe der Monodelphia angesehen (vgl. Weber, 1928); durch die zentrale Stellung, welche sie damit zu den übrigen Säugetieren einnimmt, ist es für meine Untersuchungen besonders wichtig

gewesen, dass ich in der Lage war, Embryonen von *Hemicentetes* zu untersuchen, jener altertümlichen Form, die ausschliesslich auf Madagaskar vorkommt. Die zwei Entwicklungsstufen, die sich unter meinem Material befanden, sollen deshalb auch etwas eingehender beschrieben werden:

a) *Hemicentetes semispinosus* Cuv.

Der jüngere Embryo hat eine Nacken-Steiss-Länge von 10 mm. Die Extremitäten zeigen die ersten Finger- und Zehenanlagen, und an der Vorderextremität macht sich schon eine leichte Pronation bemerkbar. Die Skelettanlagen beider Gliedmassen weisen eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung auf; doch ist die Vorderextremität der hinteren in der Entwicklung wieder etwas voraus (vgl. Abb. 17). Humerus, Radius und Ulna sind knorpelig angelegt. Der Radius läuft in einen langen, nach dem Rand zu etwas umgebogenen Mesenchym-Strang, der Anlage des Praepollex, aus und ist durch eine helle Zone wieder vollständig von dem intermedialen Strang geschieden. Dieser verläuft in gerader Linie vom distalen Ulna-Ende schräg radial geradewegs in den ersten Finger. Irgendwelche Elemente sind in ihm noch nicht differenziert. Parallel zu ihm legt sich eine weitere, langgezogene Gewebeverdichtung an, die deutlich dem dritten Seitenstrang entspricht, denn sie setzt sich in den zweiten Finger fort. Interessanterweise ist in ihm gerade jene Stelle, welche den beiden Centralia ulnaria entspricht, besonders stark differenziert. Auch vom nächsten, vierten Seitenstrang, der zum dritten Finger hinüberzieht, und in welchem das Carpale 3 allein sich als Carpalelement anlegt, sind deutliche Anzeichen wahrzunehmen. Endlich sind auch die Fingerstrahlen IV und V angelegt. Der erste Fingerstrahl steht gegenüber den übrigen in deutlich opponierter Stellung. Er ist übrigens der kürzeste von allen. Besonders erwähnenswert erscheint somit in diesem Stadium der Handskelettanlage von *Hemicentetes* die getrennte Anlage aller Seitenradien, welche auch einen beträchtlichen Winkel zum Basalstrang einschliessen (vgl. Tabelle 2).

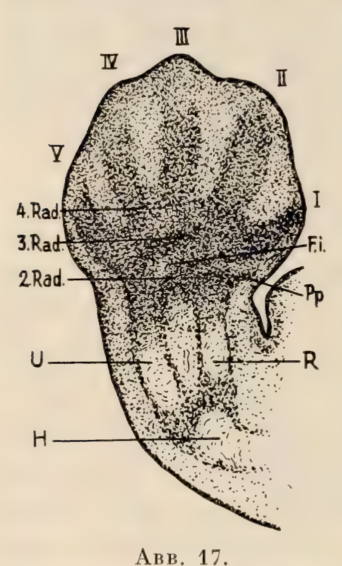


Abb. 17.

Hemicentetes semispinosus Cuv. Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 10 mm N.-S.-L.

Als noch bemerkenswerter erwies sich die Skelettanlage der Vorderextremität des älteren Embryos (Nacken-Steiss-Länge 13 mm), die vollständig ins Knorpelstadium eingetreten ist (Abb. 18). Der Radius, der viel stärker ist als die Ulna, bildet eine sehr breite Gelenkfläche, welche auf der radialen Seite in einen langgezogenen Vorsprung ausläuft; das äusserste Ende desselben wird durch einen kleinen Einschnitt deutlich abgesetzt. Die nähere Untersuchung der Zellstruktur ergibt, dass an dieser Stelle ein eigenes Knorpelzentrum vorhanden ist, wir

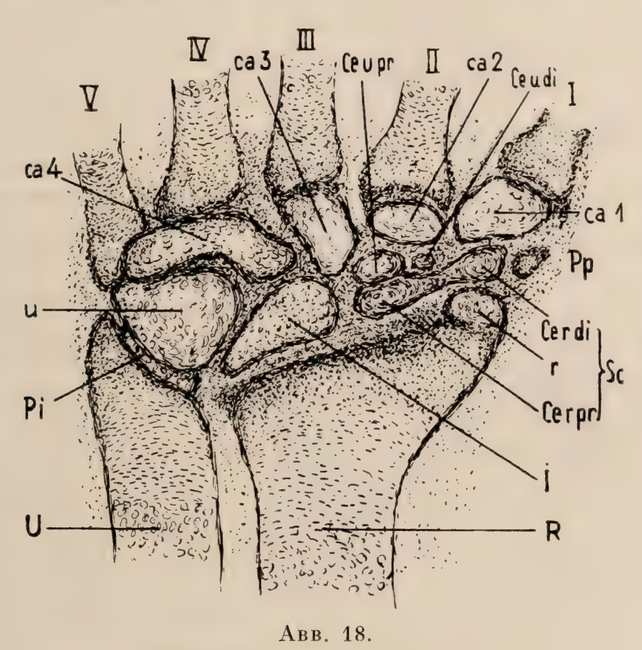


Abb. 18.

Hemicentetes semispinosus Cuv.

Carpus-Anlage eines Embryos von 13 mm N.-S.-L.

es also hier offenbar mit einem ursprünglich selbständigen Element zu tun haben, als welches nur das eigentliche Radiale in Frage kommen kann. Seine direkte Fortsetzung findet es denn auch in der Anlage eines an typischer Stelle liegenden, sehr deutlich entwickelten Praepollex. Ulnarwärts legt sich dem Radius-Ende das auffallend grosse Intermedium an. Dieses ist deutlich mit einem schmalen Fortsatz gegen die Ulna gerichtet, nimmt aber gegen die Carpal-Mitte hin rasch an Breite zu. Ihm folgt in gerader Richtung zum ersten Finger hin der Komplex der Centralia, der bei *Hemicentetes* nun insofern ganz besonders interessant gestaltet ist, als sich alle vier ursprünglichen Centralia beobachten lassen, womit sie meines Wissens zum ersten Mal bei Säugetieren nachgewiesen werden konnten. Dem Radius (und Radiale)

zunächst liegt ein sehr langgezogenes, hantelförmiges Element mit verdickten Enden, in welchen deutlich je ein Knorpelkern zu erkennen ist. Es besteht kein Zweifel, dass es sich hier um die Anlage der beiden Centralia radialia, des proximalen und des distalen, handeln muss, die nur durch eine vorknorpelige Brücke miteinander verbunden sind. Dem Centrale radiale proximale (Ce r pr) liegt gegen das Carpale 3 zu ein etwas kleineres, ovales Element dicht an, das damit und durch seine Lagebeziehung zum Intermedium sich als das Centrale ulnare proximale (Ce u pr) zu erkennen gibt. Und schliesslich lässt sich auch noch das Centrale ulnare distale (Ce u di) feststellen als ein allerdings rudimentäres, aber deutlich ausgeprägtes, kleines und rundes Vorknorpelelement gerade oberhalb der Verbindungsstelle der beiden radialen Centralia. Ich möchte hier noch bemerken, dass diese Feststellung der vier ursprünglichen Tetrapoden-Centralia besonders deutlich in der linken Extremität gemacht werden konnte; sie gilt aber auch, allerdings in weniger deutlichem Masse, für die rechte Vorderextremität. Auf ihre fundamentale Bedeutung wird bei der zusammenfassenden Darstellung noch zurückzukommen sein. Als recht grosses Element erscheint ferner das Carpale 1 distal vom Ce r di. Es trägt den deutlich weggespreizten Daumen und drängt die Basis des Metacarpale I aus der Basisreihe der übrigen Metacarpalia hinaus. Da das Carpale 2, über dem Ce u pr und di gelegen, an seiner ursprünglichen Stelle verbleibt, das Metacarpale II somit mit der basalen Gelenkfläche tiefer in den Carpus hineinreicht als der Daumen, steht das Carpale 1, wie wir schon bei den Primaten gesehen haben, auch in gelenkiger Berührung mit dem Metacarpale II. Wir werden auf diese für den Säugetier-Carpus so überaus typischen Verhältnisse, die auch bei dieser primitiven Form schon deutlich in Erscheinung treten, noch öfters hinzuweisen haben. Carpale 3 zeigt die gewohnte längliche Form, während das danebenliegende Carpale 4 eigentümlich bogenförmig gegen das Metacarpale V zieht, mit welchem es aber nur an seinem äussersten Ende in Berührung steht. Die Hauptstütze scheint das Metacarpale V am Ulnare zu finden, welchem es unterhalb (also palmar) des Carpale 4 eng anliegt. Das Pisiforme endlich ist wieder palmarwärts unter Ulnare und Ulna-Ende verschoben zu finden.

Trotz der eingangs erwähnten Übereinstimmung in den Grundzügen der Skelettanlagen von Vorder- und Hinterextremität ergaben sich bei näherer Untersuchung des jüngeren Embryos von *Hemicentetes* einige wesentliche Abweichungen in der Fussanlage. Der ebenfalls frei endigende tibiale Strang lässt in seiner etwas stumpferen Spitze die Anlage eines Tibiale ahnen. In typischer Weise zieht der intermediale Strang vom Fibula-Ende in die erste Zehe. Der Fibula schliesst sich in distaler Richtung als dunkle Verdichtung die Anlage des Fibulare an, deren Ausbuchtung gegen den fibularen Rand der Extremität deutlich die Anlage des dem Pisiforme der Hand homodynamen Fersenhöckers des späteren Calcaneus zeigt. Im Anschluss an die Fibulare-Anlage treten der bogenförmige, gegen die zweite Zehe verlaufende

dritte Radius, sowie die Anlage der dritten, vierten und fünften Zehe in Erscheinung. Die Opposition der ersten Zehe gegenüber den übrigen ist wieder klar ersichtlich (vgl. Tabelle 2). Diese Feststellung ist von besonderer Wichtigkeit im Hinblick darauf, dass die Insectivoren als eine Säugetiergruppe bezeichnet worden sind, bei welcher Pollex und Hallux nicht opponierbar seien (vgl. Weber, 1928, S. 101). Hinweisen möchte ich in dieser Fussanlage auch noch auf die stark ausgeprägte Anlage eines Praehallux am äussersten Tibia-Ende.

In der Hinterextremität des älteren Embryos konnte ich folgende Beobachtungen machen (Abb. 19): Die Tibia, die hier, homodynam zu den Verhältnissen in der Vorderextremität (entsprechend dem Radius), viel stärker ist als die Fibula, läuft ebenfalls am distalen Ende in einen langgezogenen Fortsatz aus, in dem wir wohl die Anlage des eigentlichen Tibiale zu suchen haben. Unterstützt wird diese Ansicht noch durch die Tatsache, dass eine sehr deutliche mesenchymatische Anlage des Praehallux in direkter gewebiger Verbindung mit diesem Fortsatz steht. In gelenkiger Verbindung mit der schmalen Fibula befindet sich der mächtige Astragalus, der in seiner ganzen Länge auch dem Tibia-Kopfe anliegt. Aus seiner Lage und Konfiguration ist hier klar ersichtlich, dass er sich, wie schon bei den Primaten erwähnt wurde, ursprünglich aus zwei Elementen zusammensetzt: dem Intermedium und dem Centrale tibiale proximale. Die daran anschliessende flache Naviculare-Anlage lässt aus ihrer Gewebestruktur nun aber deutlich eine Zweiteilung erkennen, wie sie auch schon Bardeleben (1885) bei *Centetes* erwähnt, so dass ihre doppelte Anlage ausser Zweifel steht. Nach Lage und Zahl dieser beiden Anlagen kann es sich nur um die Centralia distalia (das tibiale und das fibulare) handeln. Auf das Naviculare folgen in gewohnter Weise die Tarsalia 1, 2 und 3. Tarsale 1, das teilweise plantarwärts unter das kleine Tarsale 2 verschoben ist und gegen den Rand der Extremität

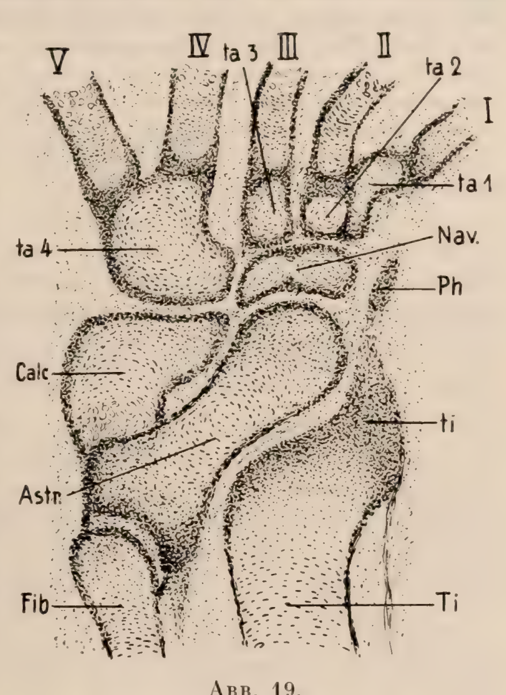


Abb. 19.
Hemicentetes semispinosus Cuv.
Tarsus-Anlage eines Embryos von 13 mm N.-S.-L.

zu umbiegt, zeigt eine merkwürdig längliche, hier auch noch nach aussen gebogene Gestalt, wodurch es, gleich wie das Carpale 1 in der Hand, das Metatarsale I aus der Reihe der übrigen stark heraushebt und die erste Zehe wegspreizt. Ein überaus grosses Element mit einem starken Fortsatz gegen das Naviculare ist das Tarsale 4. Es trägt das Metatarsale IV und etwas seitlich das Metatarsale V. Der langgezogene Calcaneus, wie nun schon bekannt gebildet aus Fibulare und Pisiforme, liegt grösstenteils plantar unter dem proximalen Teil des Astragalus und dem Fibula-Kopf. Bemerkenswert ist an seinem distalen, dem Fibulare entsprechenden Teil ein grosser Fortsatz gegen das Naviculare, der seiner Lage nach eventuell als Anlage des Centrale fibulare proximale angesehen werden könnte. Wenn dem so wäre, so könnten demnach auch im Fusse von *Hemicentetes* alle vier Centralia-Anlagen nachgewiesen werden.

Auf alle Fälle geht aus diesen Untersuchungen an *Hemicentetes* ohne weiteres hervor, dass wir es hier mit einer wirklich primitiven Säugetiergruppe zu tun haben, deren Extremitätenskelett-Anlage ein besonders klares Bild von Entwicklung und Aufbau der ursprünglichen Säugetierextremitäten vermittelt, wobei in der Hand die getrennte Anlage der Seitenradien, das auffallend grosse Intermedium und vor allem die Anlage von vier Centralia, im Fusse die Praehallux-Anlage in direkter Verbindung mit der Anlage des Tibiale und die doppelte Anlage des Naviculare nochmals hervorzuheben sind. Damit kann auch ein eingehender Vergleich mit den Verhältnissen bei niederen Tetrapoden durchgeführt werden.

Zur Ergänzung seien hier noch kurz die Verhältnisse in den Gliedmassen einiger weiterer Insectivoren, die ich noch untersuchen konnte, geschildert:

b) *Erinaceus europaeus* L.

Der Embryo, den ich von dieser Spezies untersuchen konnte, hatte eine Nacken-Steiss-Länge von 7 mm. Leider war er anscheinend sehr schlecht fixiert, da das Gewebe schon etwas mazeriert schien, und die Schnitte die Färbung nur schwach annahmen. Die Skelettanlage der paddelförmigen Vorderextremität zeigt wieder ein typisches Bild. Vorknorpelig differenziert erscheinen Radius, Ulna und die Carpalia 2, 3 und 4. Alle übrigen Teile der Skelettanlage bestehen noch aus verdichtetem Mesenchymgewebe. Ganz selbständig finden wir wieder den radialen Strang, mit seiner gegen den Rand zu umgebogenen Spitze, dem Praepollex. Der sehr dünne intermediale Strang zieht von der Ulna zum ersten Finger hinüber und wird durch das von einer hellen Zone umgebene Foramen interosseum vom übrigen, hier wieder bogen-

förmigen Teil des Carpus getrennt. In diesem liegen an typischer Stelle die drei oben erwähnten Carpalia. Eine opponierte Stellung des ersten der fünf bereits angelegten Fingerstrahlen ist nur leicht angedeutet.

In der Hinterextremität ist die Skelettanlage noch sehr wenig differenziert. Trotzdem lassen sich, ausgehend vom fibularen Hauptstrang, feststellen: Der frei endigende tibiale Strang, der ziemlich breite intermediale Strang und der bogenförmige dritte (+ vierte) Seitenstrang, von welchem abzweigend die Anlagen der zweiten, dritten, vierten und fünften Zehenstrahlen schwach sichtbar werden. Eine Anlage der ersten Zehe ist noch nicht vorhanden.

c) *Leucodon araneus* L.

Das Aufhellungspräparat der Hand eines jungen, aber ausgewachsenen Exemplares der Spitzmaus zeigt gegenüber *Hemicentetes* insofern einige Abweichungen, als kein freies Centrale ulnare beobachtet werden konnte. Es scheint, ebenso wie das Intermedium, mit dem Centrale radiale (pr. + di.) verschmolzen zu sein. Dagegen stimmt der Tarsus mit jenem von *Hemicentetes* weitgehend überein; nur sind hier Tibia und Fibula am distalen Ende miteinander verwachsen.

3. Rodentia.

Die Ordnung der Nagetiere, welche mit ihren rund 2800 Arten die reichhaltigste unter den Säugetieren ist, zeigt die weitgehendste Anpassung an die verschiedensten Lebensweisen und infolgedessen auch einen sehr verschiedenartigen Bau der Gliedmassen. Dennoch ist allen Nagetieren eine ganze Anzahl gemeinsamer Züge eigen, denen zufolge sie in dieser, nach Weber (1928) noch recht altertümlichen Gruppe zusammengefasst werden können. Die Untersuchung eines zahlreichen und vielseitigen Materials aus dieser Ordnung ergab nun folgendes:

a) *Mus musculus* L.

Vorderextremität.

Die Extremitätenentwicklung der Mäuse beschreibt Holmgren in seiner Arbeit „On the origin of the tetrapod limb“ (1933) sehr eingehend in einer vollständigen Reihe aufeinanderfolgender Embryonalstadien als Musterbeispiel für diejenige der Säugetiere im allgemeinen. Da mir nur einzelne Stadien zur Verfügung standen, beschränkte ich mich hier darauf, meine Befunde mit den entsprechenden Stadien Holmgren's zu vergleichen. Holmgren unterscheidet an den Skelettanlagen seiner

jüngsten Stadien (vgl. Frühstadium, S. 42—52) einen radialen Ast, bestehend aus Radius, Radiale und Praepollex und einen ulnaren Ast, gebildet durch Ulna, Ulnare und fünften Finger. Alle übrigen Elemente bilden sodann den intermedialen oder zentralen Teil, welcher in Form eines Bogens vom ulnaren Ast zum Daumen hinüberführt und die übrigen Fingeranlagen trägt. Der radiale Ast ist distal von diesem fingertragenden Teil scharf getrennt. Ein ähnliches Bild ergaben meine Präparate (Nacken-Steiss-Länge des Embryos 5 mm und 6,2 mm); doch sehe ich in dem „fingertragenden Bogen" nach der hier bisher gegebenen Deutung an entsprechenden Stadien bei anderen Säugetieren die Anlagen der eng aneinanderliegenden Radien 3 und 4. Ein selbständiger intermedialer Strang (= Radius 2) lässt sich trotz der Kleinheit der gesamten Handanlage auf diesem frühesten Stadium deutlich feststellen (vgl. Tabelle 2). Für die folgenden, vorknorpeligen Stadien bin ich auf die photographischen Abbildungen HOLMGREN's angewiesen, da mir erst wieder Schnittserien späterer Stadien zur Verfügung standen. Nach HOLMGREN teilt sich der „centro-intermediale Mesenchymbogen" später in einen proximalen und einen distalen Teil. Ich ersehe aber aus seiner entsprechenden Abbildung (HOLMGREN, 1933, Fig. 97), dass der proximale Teil unbedingt dem intermedialen Strang entspricht, der hier nun deutlich in Erscheinung tritt und in typischer Weise vom distalen Ende der Ulna in Richtung auf den ersten Finger dem Radius-Ende entlang zieht. An der Basis der Anlage des ersten Fingers kommt es dann wieder zu einem ähnlichen Unterbruch dieses Stranges, wie wir ihn auch bei *Microcebus* (vgl. S. 60) fanden. HOLMGREN sieht im distalen Teil des Bogens die Anlage der Carpalia, im proximalen den eigentlichen, T-förmig angeordneten Intermedium-Centrale-Komplex. Dieser soll sich in späteren Stadien zwischen Ulna- und Radius-Ende, in Richtung auf die Fingeranlagen, in Intermedium und Centrale 1, und an letzteres anschliessend quer dazu und in radio-ulnarer Richtung in Centrale 2, 3 und 4 gliedern. Seinen weiteren Ausführungen zufolge verschmelzen dann bald Centrale 2 und 3 miteinander, während sich Centrale 4 mit Carpale 4 vereinigt. Bei Betrachtung der von HOLMGREN

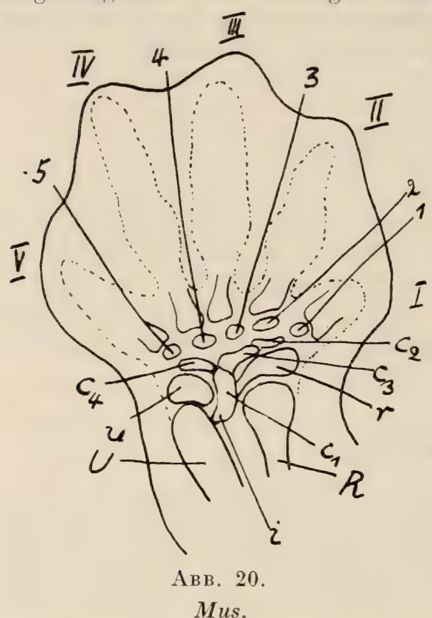


ABB. 20.
Mus.
Rekonstruktion der embryonalen Handanlage und Bezeichnung der Carpalelemente nach HOLMGREN (1933).

veröffentlichten beiden Photographien des Vorknorpelstadiums (Holmgren, 1933, Fig. 98 *a*, *b*), sowie der daraus abgeleiteten Rekonstruktion (Holmgren, 1933, Fig. 99) fällt mir nun vor allem auf, dass er nirgends die Anlage eines Pisiforme, die doch sonst in diesem Stadium stets vorhanden ist, erwähnt (vgl. Abb. 20). Ich habe in meinen Schnittserien der verschiedensten Säugetierformen feststellen können, dass das Pisiforme in einigen Schnitten bereits zwischen dem Ulna-Kopf und dem Ulnare erscheint. Die wahre Lage der erwähnten Elemente zueinander lässt sich dann nur durch Kombination der nächstfolgenden Schnitte miteinander bestimmen. Ich glaube deshalb, dass in dem von Holmgren als Ulnare bezeichneten Element entweder die angeschnittene Anlage des Pisiforme zu sehen ist oder aber auch der distale Teil der Ulna, die spätere Ulna-Epiphyse. (Auf Holmgren's Abbildung, Fig. 98 *a*, ist ja dieses fragliche Element mit der Ulna direkt verschmolzen.) Sein Centrale 4 entspricht somit eher dem eigentlichen Ulnare. Diese Ansicht scheint mir ausserdem besonders durch den Umstand gerechtfertigt zu sein, dass das Vorhandensein eines Centrale im ulnaren Strang noch nie beobachtet werden konnte. Als Intermedium bezeichnet Holmgren eine kleine Gewebeverdichtung, die ziemlich tief zwischen Radius- und Ulna-Ende eindringt und später mit dem sog. Centrale 1 verschmilzt. Auch dies erscheint mir fraglich; ich sehe das eigentliche Intermedium eher in Holmgren's Centrale 1 selbst; denn durch dieses, sowie durch das von Holmgren als Radiale bezeichnete Element zieht der intermediale Strang in den ersten Finger. Der nächstfolgende Seitenstrang wird durch Holmgren's Centrale 3 und 2 gebildet und endigt im zweiten Finger. Die eigentliche Bedeutung all dieser fraglichen Elemente möchte ich anhand der von mir untersuchten, hier anschliessenden Stadien klarstellen.

In diesen bereits vollkommen verknorpelten Stufen (Nacken-Steiss-Länge 11,5 mm und 12,7 mm) finde ich nun folgende Verhältnisse vor (Abb. 21): Dem Radius schliesst sich, übereinstimmend mit Holmgren's Befund, distal ein sehr langes, flaches Element an, das sich deutlich aus drei Teilen zusammensetzt. Holmgren bezeichnet diese drei Teile in ulno-radialer Richtung als Centrale 1 (+ Intermedium), Radiale und Centrale praepollicis. Gestützt auf meine bisherigen Untersuchungen halte ich aber, wie schon erwähnt, sein Centrale 1 für das eigentliche Intermedium. Die schwache, eben noch sichtbare Mesenchymverdichtung zwischen Radius- und Ulna-Kopf, die Holmgren als Intermedium ansieht, scheint mir eher der sich zurückbildende Überrest der ehemaligen Verbindung des eigentlichen Intermediums mit der Ulna zu sein, die ja in jüngeren Stadien im intermedialen Strang stärker vorhanden ist. Die beiden übrigen Teile des erwähnten, langgezogenen Elementes (Holmgren's Radiale und Centrale praepollicis) sind zweifellos, wie wir es schon bei *Hemicentetes* sahen, das Centrale radiale proximale und distale. Der letzterem sich seitlich gegen den Extremitätenrand zu anschliessende, länglich-ovale und vorknorpelige Praepollex lässt durch die Richtung seiner Längsachse gegen den typischen, distalen Fortsatz

des Radius wieder seine Zugehörigkeit zum radialen Strang klar erkennen. Das in gewohnter Weise dem Ce r di folgende Carpale 1 ist wieder deutlich aus der Reihe der Carpalia hinaus geschoben und kommt ebenfalls teilweise in Berührung mit dem Metacarpale II. Die Opposition des ersten Fingers ist trotz seiner beginnenden Verkleinerung sehr deutlich festzustellen. Die Carpalia 2 und 3 umgeben, zusammen mit dem aus Intermedium, Ce r pr und di gebildeten Element, ein weiteres, recht grosses und etwas gegen den Handrücken verschobenes Carpalelement, welches Holmgren als Centrale 2 (+ 3) bezeichnet, das aber nach seiner topographischen Lage nur das Centrale ulnare distale sein kann. Sehr bemerkenswert ist, dass in einigen Schnitten meiner Präparate nun bei *Mus* auch ein Centrale ulnare proximale sichtbar wird, und zwar als kleines, rundes Vorknorpelelement zwischen den hier als Intermedium, Ce u di und Carpale 3 gedeuteten Elementen. Im Gegensatz zu den bei *Hemicentetes* vorgefundenen Verhältnissen ist jedoch bei *Mus* das Ce u di das grössere Element und nicht das Ce u pr. Eine merkwürdige und ganz an *Hemicentetes* erinnernde Form weist hier das Carpale 4 auf, indem es einen gegen seinen Hauptteil zu abgeschnürten Fortsatz in Richtung auf das Metacarpale V trägt. Es liesse sich hierin die Anlage eines selbständigen Carpale 5 vermuten (wie dies anscheinend auch Holmgren tut); doch zweifle ich sehr daran, da das Metacarpale V nicht mit diesem Fortsatz, sondern palmarwärts darunter mit dem Ulnare in direkter Verbindung steht. Das Pisiforme ist unter dem Ulna-Kopf zu finden. Diesen Ausführungen zufolge macht die Hand von *Mus* durchaus nicht etwa im Sinne der von Holmgren gegebenen Deutung eine Ausnahme in der Anlage der Carpalelemente, sondern schliesst sich sogar sehr enge an die primitiven Verhältnisse bei *Hemicentetes* an.

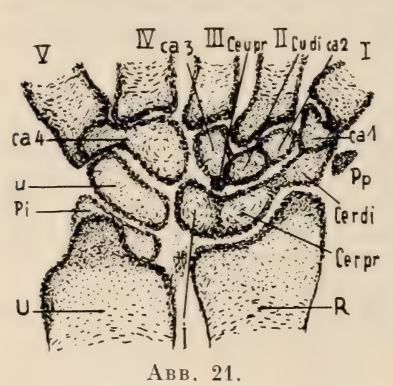


Abb. 21.
Mus musculus L.
Carpus-Anlage eines Embryos von 11,5 mm N.-S.-L.

Hinterextremität.

Die jüngsten Stadien des Fusses vergleicht Holmgren mit jenen der Hand und deutet die Skelettanlage auf ähnliche Weise. Meine jüngsten Schnittserien zeigen ebenfalls ein fast in allen Einzelheiten gleiches Bild wie diejenigen der Hand. Auch hier ist der intermediale Strang kaum von dem übrigen Tarsalkomplex zu unterscheiden, wogegen der tibiale deutlich durch eine helle Zone von ihm getrennt ist. Dagegen lassen die Photographien Holmgren's (1933, Fig. 101—103) von frühen Vor-

knorpelstadien den intermedialen Strang wieder deutlich erkennen, in welchem ich zwischen dem distalen Ende der Fibula und der ersten Zehe bereits die Anlagen von drei Elementen feststellen kann. Es sind dies ohne Zweifel das Intermedium, das Centrale tibiale proximale (HOLMGREN nennt es wieder Centrale 1) und das doppelt angelegte Naviculare, das die Anlagen von Centrale tibiale distale und Centrale fibulare distale enthält (HOLMGREN's Centrale 2 + 3). Aus ersteren beiden entsteht später, wie wir bereits bei den Primaten und *Hemicentetes* gesehen haben, der Astragalus (vgl. auch SCHMALHAUSEN, 1908). In gerader Fortsetzung der Fibula differenzieren sich gleichzeitig drei hintereinander liegende Elemente, in welchen wir das etwas plantar und seitlich verschobene Pisiforme, das Fibulare und das Tarsale 4 vor uns haben, von denen später die beiden ersteren den Calcaneus bilden. HOLMGREN bezeichnet diese drei Elemente in gleicher Reihenfolge mit Fibulare (+ Postminimus), Centrale 4 und Tarsale 4 + 5 (somit hier Verwechslung des Pisiforme mit dem Fibulare, zu welchem allerdings der Postminimus gerechnet wird, vgl. Hand !). Schliesslich gibt er in seinen Abbildungen noch ein Tibiale an, das anfangs direkt am distalen Ende der Tibia liegt und später durch das Längenwachstum von Astragalus und Calcaneus distalwärts verschoben wird, bis es endlich neben das distale Ende des Astragalus zu liegen kommt.

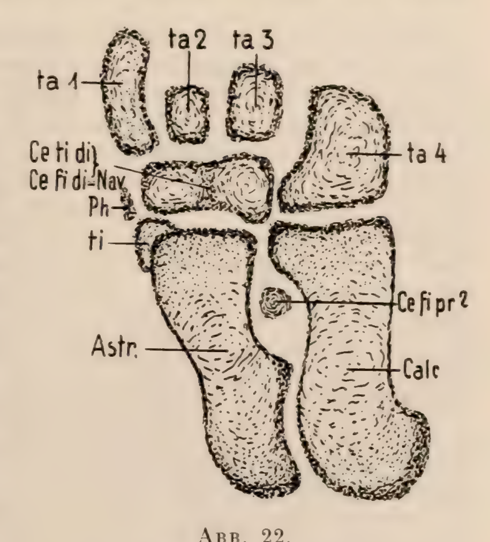


ABB. 22.
Mus musculus L.
Tarsus-Anlage eines Embryos von 12,7 mm N.-S.-L.

In meinen eigenen späteren Stadien finde ich dieses Element zunächst ebenfalls an der erwähnten Stelle (Abb. 22). Es legt sich als nicht einmal sehr kleines, dreieckiges Element plantarwärts der tibialen Ecke des gegen das Naviculare gerichteten Astragalus-Endes an. Auch ich sehe übereinstimmend mit BAUR (1885) und SCHMALHAUSEN (1908) in ihm das eigentliche Tibiale, dem in typischer Weise die allerdings nur mesenchymatische Anlage des Praehallux folgt, der somit neben das Naviculare zu liegen kommt. Sehr gut sichtbar ist im Tarsus dieser Knorpelstadien weiterhin die doppelte Anlage des Naviculare, die klar aus der Struktur und Anordnung der Knorpelzellen hervorgeht. Das Interessanteste an diesen Schnittserien ist jedoch eine deutlich erkennbare, rundliche Ansammlung von Bindegewebezellen in dem ziemlich

grossen, leeren Raum (Sinus tarsi) zwischen Astragalus und Calcaneus. Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, dass es sich hier um die allerdings bald wieder verschwindende Anlage eines Rudimentes des Centrale fibulare proximale handeln könnte. Damit wären tatsächlich auch im Fuss von *Mus* alle vier ursprünglichen Centralia nachweisbar und dessen Typus als einer der allerprimitivsten unter den heutigen Mammaliern zu bezeichnen.

b) *Citellus citellus* L.

Mehr oder weniger identische Verhältnisse, wie bei *Mus*, liessen sich bei einer zweiten Nagetierform, dem Ziesel, feststellen, die mir allerdings nur in einem einzigen Stadium (Nacken-Steiss-Länge 10,5 mm) zur Verfügung stand. Die Extremitäten dieses Ziesel-Embryos befanden sich noch im Vorknorpelstadium. In der Hand ist als dunkle Zellansammlung das Intermedium seitlich neben dem Ulna-Ende zu erkennen. Ihm folgt ein länglich-flaches, grösseres Element, das sich dem Radius-Ende dicht anschmiegt. Es handelt sich hier wieder um das Ce r pr + di. Radial neben ihm schliesst sich der hier besonders stark hervorspringenden Ecke des Radius-Endes (die dem echten Radiale entspricht) der kleine Praepollex an. In Richtung auf den ersten Finger folgt auf das Ce r pr + di das Carpale 1, das hier noch tief in der Carpus-Anlage basal unter dem Carpale 2 liegt. Der erste Fingerstrahl weist gegenüber den übrigen eine stark opponierte Stellung auf. Die Carpalia 2 und 3 lassen sich nur als dunkle Verdichtungen an der Basis des zweiten und dritten Fingerstrahles erkennen, während sich das Carpale 4 bereits als selbständiges Element differenziert hat. In dem grösseren Raum zwischen Ce r pr + di, dem Carpale 1, 2, 3 und 4 lässt eine Gewebeverdichtung die Anlage des Centrale ulnare distale vermuten. Eine breite Lücke zwischen dieser und dem Ulnare stellt den Platz für das Centrale ulnare proximale dar; doch ist hier keinerlei entsprechende Bildung vorhanden. Das Ulnare befindet sich an seinem gewohnten Platz zwischen Ulna und Carpale 4, wobei wieder darauf hingewiesen werden muss, dass der fünfte Fingerstrahl hier ganz deutlich von diesem Element und nicht vom Carpale 4 auszugehen scheint. Die Anlage des Pisiforme ist in Form einer Mesenchymverdichtung palmar unter dem distalen Ulna-Ende zu erkennen.

Die Verhältnisse im Fuss des gleichen Embryos sind folgende: Der tibiale Strang endigt wieder frei in einer leicht nach dem Extremitätenrand zu umgebogenen Spitze. Der intermediale Strang ist sehr breit und lässt ausser der Anlage des Carpale 1 kein irgendwie differenziertes Element erkennen. Bis zum Carpale 1 verläuft er in gerader Richtung. Hier jedoch findet eine starke Abknickung nach der tibialen Seite der Extremität statt, wodurch ein Winkel von ca. 130° entsteht. Dadurch kommt der erste Zehenstrahl wieder in eine deutlich opponierte Stellung. Die Fibula geht in gerader Richtung über die etwas seitlich verschobene, mesenchymatische Anlage des Pisiforme hinweg in die längliche und

vorknorpelige Anlage des Fibulare über, von dem, ähnlich wie in der Hand, der fünfte Zehenstrahl auszugehen scheint, während die folgende Anlage des Tarsale 4 nur den vierten Zehenstrahl trägt. Diese Elemente umgeben zusammen mit den Anlagen von Tarsale 3 und 2, sowie dem intermedialen Strang (der, wie uns bekannt, ausser dem Intermedium auch die beiden Centralia tibialia hervorbringen wird) einen recht grossen, freien Raum, in dessen proximalem Teil sich das Foramen interosseum befindet, während der distale Teil dem Platz der beiden Centralia fibularia entspricht, von deren Anlage aber hier nichts zu sehen ist.

c) *Sciurus vulgaris* L.

Anschliessend an das frühe Stadium des Ziesels war es wertvoll, auch ein älteres Stadium einer Form der gleichen Familie untersuchen zu können, nämlich des Eichhörnchens, womit über die Entwicklung der Extremitäten bei den eichhörnchenartigen Nagetieren *(Sciuroidae)* doch ein ziemlich abgerundetes Bild gewonnen werden konnte. Dieser Embryo nun, dessen Länge ich nicht feststellen konnte, da der Kopf fehlte, befand sich bereits in einem späteren Knorpelstadium. In der Vorderextremität fällt am Ende des Radius wieder ein grosses, zweiteiliges Element auf, dessen in der Mitte des Carpus gelegener Teil dem Intermedium, und dessen radialer Teil dem Ce r pr + di entspricht. Letzterem liegt seitlich wiederum ein sehr deutlicher, selbständiger und knorpeliger Praepollex an (vgl. auch Emery, 1890). Distal davon sehen wir das Carpale 1, das von typischer Gestalt ist und sich tief unter die Epiphyse des Metacarpale II schiebt, da das Carpale 2 sehr klein ist. Das Carpale 3 daneben zeigt bereits die übliche, längliche Form, während das grössere Carpale 4 einen langen Fortsatz in das Zentrum der Handwurzel hineinsendet. Eingeschlossen von dem aus Intermedium und Ce r pr + di gebildeten Element (= Scapholunatum), vom Carpale 2, 3 und diesem Fortsatz liegt ein selbständiges Centrale ulnare, wahrscheinlich das distale. Interessant ist Form und Lage des Ulnare (Abb. 23). Dieses Element zieht, im Anschluss an den Ulna-Kopf, als langer Knorpel bogenförmig vom Scapholunatum bis hinauf zum Metacarpale V, mit dem es deutlich in gelenkiger Verbindung steht. Das Metacarpale V

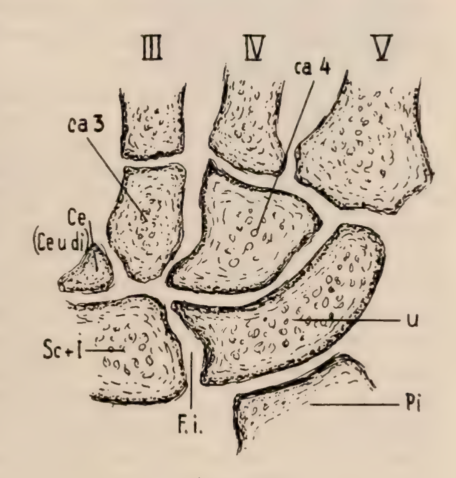


Abb. 23.
Sciurus vulgaris L.
Detailskizze des rechten Carpus.

stützt sich hier also nicht, wie es sonst häufig der Fall ist, nur auf das Carpale 4, sondern auch mit einem grossen Teil seiner basalen Gelenkfläche auf das Ulnare. Zu erwähnen ist noch, dass das Foramen interosseum hier sehr schön sichtbar wird als kleine Lücke zwischen Ulnare und Scapholunatum. Das Pisiforme finden wir an seinem gewohnten Platze palmar unter dem Ulna-Kopf. Gegenüber den anderen Fingern erscheint der Daumen stark reduziert (vgl. WEBER, 1928).

Die Hinterextremität zeigt den üblichen Aufbau, nur sind Fibula und Tibia am distalen Ende verwachsen. Die Zweiteilung des Naviculare, die nach GEGENBAUR (1865) und BARDELEBEN (1885) bei allen Nagern vorhanden sein soll, lässt sich hier nicht mehr mit Bestimmtheit feststellen. Ebenso ist auch kein selbständiges „Tibiale tarsi", wie es nach WEBER (1928) bei allen Nagern ausser den Duplicidentata vorkommt, zu sehen. Ein plantarer kleiner Vorsprung an der tibialen Seite des Naviculare entspricht zweifellos dem Rudiment eines Praehallux.

Alles in allem haben wir es bei der Entwicklung der Extremitäten der *Sciuroidae* mit noch recht primitiven Verhältnissen zu tun (Praepollex, Opposition des ersten Fingers, selbständiges Ce u di).

d) *Cavia porcellus* L.

Zu einer besonderen Differenzierung in Form einer Lauf-Extremität kommt es bei den gewissermassen eine Endstufe der Rodentier-Entwicklung darstellenden *Caviidae*, wie dies aus der Entwicklung der Extremitäten von *Cavia* entnommen werden kann. Die frühesten Stadien von *Cavia*, die unserer Beschreibung der frühesten Entwicklung der Säugetierextremität überhaupt zugrunde gelegt worden sind, habe ich bereits eingehend behandelt (siehe S. 43—48); es bleibt hier nur noch übrig die spätere Entwicklung zu beschreiben. Zunächst gelingt es anhand eines sehr schönen Mittelstadiums (Nacken-Steiss-Länge 13,5 mm, Abb. 24) in der Vorderextremität tatsächlich die getrennte Anlage von v i e r vom ulnaren Hauptstrang ausgehenden Radien (oder Seitensträngen) nachzuweisen. Der erste wird in der Hauptsache von dem in seinem mittleren Teil schon knorpeligen Radius gebildet, der in einen langen und dunklen, gegen den Rand zu etwas umgebogenen Mesenchymstab, die Anlage des Radiale und Praepollex, ausläuft. Als zweiter Radius ist der sehr breite, intermediale Strang zu erkennen, der vom Ulna-Ende aus gegen den bei *Cavia* stark reduzierten, aber deutlich opponierten ersten Finger hinüberzieht. Es sind noch keine selbständigen Elemente in ihm festzustellen, doch wissen wir aus den vorhergehenden Untersuchungen, dass in ihm neben dem Intermedium noch die beiden Centralia radialia, sowie das Carpale 1 angelegt werden. Der dritte Radius verläuft parallel zum zweiten in Form eines schmalen, sehr dunkel gefärbten Stranges, der seinen Ursprung in der als Gewebeverdichtung erkennbaren Anlage des Ulnare nimmt und in den zweiten Fingerstrahl übergeht. Man erkennt in ihm deutlich zwei dunklere Verdichtungen, von welchen die distalere dem Carpale 2 entspricht, die proximalere,

länglichere der Anlage der beiden Centralia ulnaria (proximale und distale). Der vierte Radius endlich liegt wieder parallel zum dritten, ist aber kürzer und breiter. Er wird in der Hauptsache aus der dunklen Anlage des Carpale 4 gebildet und endet im dritten Fingerstrahl. Alle diese vier Radien sind in ihrem mittleren und radialen Teil durch helle Gewebezonen deutlich voneinander getrennt, während die ulnare Seite der Skelettanlage, von wo sie ihren Ausgang nehmen, aus ziemlich gleichförmigem Mesenchym besteht, welches distal in den vierten und fünften Finger ausläuft.

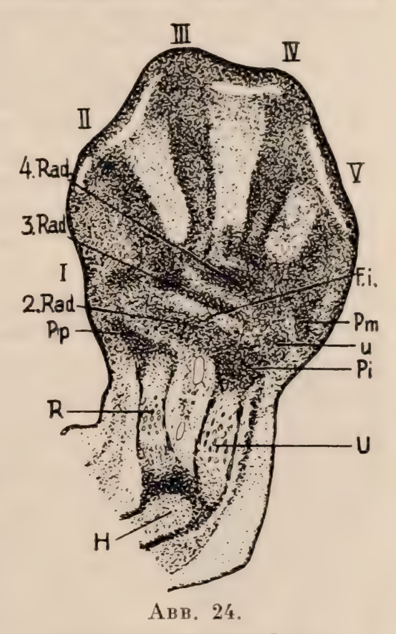


Abb. 24.
Cavia porcellus L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 13,5 mm N.-S.-L.

Über die spätere Zusammensetzung des Handskeletts von *Cavia* gibt uns die Vorderextremität eines älteren Knorpelstadiums (Nacken-Steiss-Länge 32 mm) Aufschluss. Als grösstes Element des Carpus tritt hier, anschliessend an den breiten Radius-Kopf, das sog. Scapho-Lunatum in Erscheinung, das nach unseren bisherigen Untersuchungen aus Intermedium und dem Komplex der Centralia radialia gebildet wird. Nach Petri (1935) ist es auch tatsächlich aus zwei Verdichtungsherden entstanden. Noch immer lässt sich radial neben ihm der kleine, knorpelige Praepollex, wohl identisch mit dem Os falciforme auctorum (siehe Petri, 1935), feststellen. Trotz restloser äusserlicher Reduktion des Daumens ist die knorpelige Anlage des Carpale 1 und des, allerdings rudimentären, Metacarpale I vorhanden. Das Carpale 1, hier ebenso klein wie das Carpale 2, dient mit diesem zusammen als Basis des Metacarpale II, während das Metacarpale I sich dem Carpale 1 nur seitlich anschliesst. Ebenfalls sehr klein ist das Carpale 3, das durch die starke Breitenausdehnung des Carpale 4 gegen den Handrücken zu verschoben erscheint. Dadurch steht das Carpale 4, welches hier wieder eindeutig den vierten und fünften Finger trägt, teilweise auch mit dem Metacarpale III in Verbindung. Von den Carpalia 2, 3 und 4 und dem Scaphoid wird wiederum ein Element umschlossen, von dem anzunehmen ist, dass es sich um das Centrale ulnare distale handelt. Den Platz des Centrale ulnare proximale (neben dem Ulnare) füllt ein Vorsprung des Carpale 4 aus. Ulnare und Pisiforme befinden sich an gewohnter Stelle.

Ein überaus überzeugendes Bild kann aus der Schnittserie durch die Hinterextremitäten eines Embryos von 13,5 mm Nacken-Steiss-Länge

entnommen werden (Abb. 25). In geradezu urtümlicher Weise ist hier ein breiter intermedialer Strang vorhanden, der beiderseits durch helle Gewebezonen mit Gefässdurchbrechungen begrenzt wird und wiederum zur ersten Zehenanlage zieht. Ähnlich wie in der Hand lässt sich auch hier, allerdings nur andeutungsweise, der nächstfolgende Seitenstrang erkennen, der in den zweiten Zehenstrahl führt. In gerader Richtung zieht der fibulare Hauptstrang gegen die Anlage der vierten Zehe, die von allen Zehenanlagen die längste ist und damit erneut an die Verhältnisse bei den Reptilien erinnert, während die dritte Zehe gegenüber den übrigen am stärksten ausgebildet wird. Die spätere Differenzierung des *Cavia*-Fusses zum Laufbeine macht sich also schon hier bemerkbar, erscheinen doch neben der dritten und vierten Zehe die zweite und fünfte schon sehr reduziert, während die erste sich nur andeutungsweise feststellen lässt. In diesem Zusammenhang möchte ich noch darauf hinweisen, dass in der Hand ähnliche Reduktionsvorgänge der seitlichen Fingerstrahlen in Erscheinung treten, sind dort doch ebenfalls der dritte und vierte Finger am weitesten in der Entwicklung fortgeschritten, während der zweite ein wenig, der fünfte und besonders der erste sehr stark zurückgeblieben sind. Vergleicht man die gesamte Skelettanlage von Hand und Fuss miteinander, so fällt in diesen frühen Stadien die grosse Ursprünglichkeit der Skelettanlage der Hinterextremität gegenüber der vorderen am meisten auf; es besteht sogar eine geradezu erstaunliche Ähnlichkeit zwischen der Skelettanlage des Fusses von *Cavia* und derjenigen von niederen Tetrapoden (Amphibien, Reptilien).

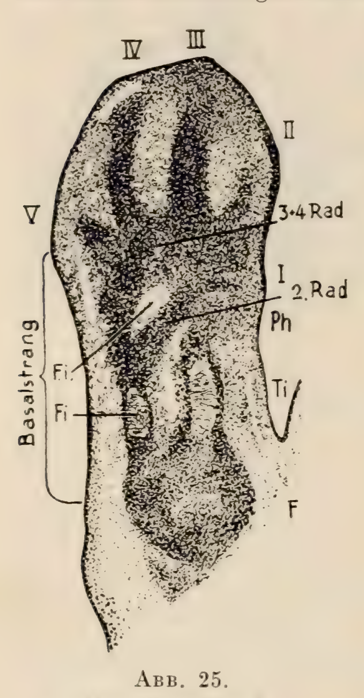


Abb. 25.
Cavia porcellus L.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 13,5 mm N.-S.-L.

Das Fusskelett des ziemlich älteren Embryos von 32 mm Nacken-Steiss-Länge endlich enthält nur noch drei normal ausgebildete Zehen, die zweite, dritte und vierte. Von der ersten Zehe ist nur ein Rudiment in Form eines schmalen und länglichen Knorpelelementes vorhanden, das sich seitlich dem Naviculare, dem Tarsale 2 und ein Stück weit dem Metatarsale II anlegt. Seiner Lage nach handelt es sich wohl um das Tarsale 1. Von der fünften Zehe lässt sich noch ein kleines Rudiment des Metatarsale V feststellen, das, etwas plantarwärts verschoben, dem Tarsale 4 anliegt. Ein in ähnlicher Weise wie das Tarsale 1 geformtes

Element finden wir auch hier (wie bei *Mus*) wieder tibial neben dem dem Ce ti pr entsprechenden Teil des Astragalus. Möglicherweise handelt es sich auch hierbei, wie bei *Mus*, um ein Tibiale (vgl. Petri, 1935). Astragalus und Calcaneus sind endlich besonders stark übereinander geschoben in der Weise, dass der Calcaneus grösstenteils plantar unter den Astragalus zu liegen kommt. Auch das Naviculare schiebt sich teilweise unter diesen und trägt einen knopfartigen Vorsprung an seiner dem Calcaneus zugewandten Ecke.

Rückblickend auf die Entwicklung der *Cavia*-Extremitäten kann folgendes festgestellt werden: Trotz der sehr ursprünglichen Anlage des Extremitätenskelettes zeigen die früh einsetzende, stärkere Entwicklung des dritten Fingers, sowie der dritten und vierten Zehe, und die später sich geltend machende Reduktion der Randstrahlen in Hand und Fuss, dass im Zusammenhang mit der abgeänderten Lokomotion (Laufen und Springen) diese Nagergruppe bereits eine höhere Differenzierungsstufe erreicht hat.

Im grossen und ganzen sind den obigen Ausführungen zufolge die *Rodentia*, entsprechend vielen ihrer übrigen Merkmale, auch in der Anlage ihres Hand- und Fusskelettes recht primitiv geblieben, so dass keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Insectivoren auftreten. Insbesondere die Anlage der Seitenradien in Form deutlich getrennter Stränge, ferner das Auftreten der vier ursprünglichen Centralia, des Praepollex und Praehallux, des « Tibiale tarsi », sowie die spezielle Konfiguration des Carpale 1 resp. Tarsale 1 mit mehr oder weniger starker Opposition von Daumen und erster Zehe unterstreichen diese Primitivität. Auf die in dieser Säugetierordnung besonders enge Beziehung des Metacarpale V zum Ulnare soll im Schlusskapitel noch eingehender eingetreten werden.

4. Carnivora.

Die gegenüber den bisherigen Ordnungen zweifellos höher stehende Ordnung der *Carnivora* konnte ich anhand einiger Embryonalstadien der Katze näher untersuchen:

a) *Felis catus* L.

Die Skelettanlage der Vorderextremität des jüngsten zur Verfügung gestandenen Katzenembryos von 9,1 mm Nacken-Steiss-Länge (Abb. 26) zeigt wieder den völlig frei in einer kegelförmigen Mesenchymverdichtung endigenden ersten Radius. In dieser Verdichtung lässt sich die Praepollex-Anlage deutlich erkennen. Der zweite Radius oder intermediale Strang ist auffallend schmal, zieht aber in typischer Weise proximal am

Foramen interosseum vorbei in den ersten Finger. Er ist jedoch vom übrigen, distalen Carpusteil, der noch von dunklem Mesenchym erfüllt ist, nicht deutlich getrennt. Alle fünf Fingerstrahlen sind bereits angelegt, am stärksten der dritte, am längsten der vierte, während der erste schon reduziert erscheint.

Abb. 26.
Felis catus L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 9,1 mm N.-S.-L.

Bei einem sehr viel älteren Embryo von 42 mm Nacken-Steiss-Länge sind alle Carpalelemente verknorpelt. Am interessantesten ist hier wieder das für gewöhnlich Scaphoid oder Scapho-Lunatum benannte Element, das dem breiten Radius-Kopf anliegt (Abb. 27). Dieses besteht aus mindestens drei Anlagen, von denen zwei, gegen den Radius zu gelegen, bereits eng miteinander verschmolzen sind. Bei ihnen handelt es sich, wie wir nunmehr wissen, zweifellos um das Intermedium (umgeben von Ulnare, Carpale 4 und Carpale 3) und das Centrale radiale proximale + distale. Die dritte Anlage steht durch eine Knorpelbrücke in Verbindung mit diesem Komplex der Centralia radialia und berührt gegen die Finger zu die Carpalia 1, 2 und 3. Es ist dies die typische Stelle des Centrale ulnare distale, das wir somit hier vor uns haben. Baur (1885) findet es bei frühen Katzenembryonen sogar selbständig vor. Die Verschmelzung dieses Centrale mit dem Scaphoid (Ce r pr + di), sowie des Scaphoids mit dem Lunatum (Intermedium) gibt Weber (1928) als eines der diagnostischen Merkmale der Carnivora an. Er betont aber, dass diese drei Elemente getrennt vorhanden waren bei den plantigraden, primitiven *Creodonta*, von welchen die modernen Raubtiere abzuleiten sind. Weber erwähnt ferner einen bei Carnivoren häufig

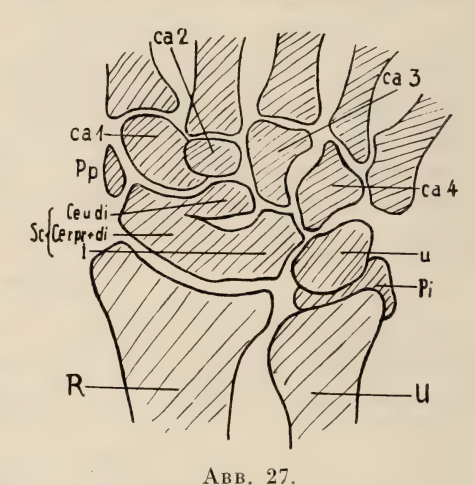


Abb. 27.
Felis catus L.
Skizze der Carpus-Anlage eines Embryos von 42 mm N.-S.-L.

vorkommenden „Randknochen" neben Scaphoid und Carpale 1. Auch ich finde an dieser Stelle ein kleines, längliches Element und halte es für den typischen Praepollex. Im Übrigen zeigen die vier Carpalia, das Ulnare und das Pisiforme ihre gewohnte Form und Lage; nur scheint das Metacarpale V auch wieder in nähere Beziehung mit dem Ulnare zu treten, da es nur mit einem kleinen Teil seiner Basis dem Carpale 4 anliegt. Obwohl der Daumen reduziert ist, erscheint das Carpale 1 wieder bedeutend grösser als das Carpale 2, wodurch das Metacarpale I in typischer Weise etwas aus der Reihe der Finger hinausverschoben wird. Diese Konfiguration deutet unzweifelhaft auf eine ursprüngliche Oppositionsstellung des Daumens hin, die aber hier, infolge der früh einsetzenden Reduktion des ersten Fingerstrahles, kaum mehr nachweisbar ist.

Die Hinterextremität des jüngsten Embryos von 9,1 mm NackenSteiss-Länge (Abb. 28) ist in der Entwicklung gegenüber der Vorderextremität wieder stark zurück. Die Skelettanlage ist eben erst als Gewebeverdichtung sichtbar; doch lässt sie neben der Tibia- und Fibula-Anlage schon jene des ersten, zweiten und dritten Radius erkennen. Von den bereits angedeuteten Zehenstrahlen ist der vierte weitaus der stärkste. Wir haben es somit hier wieder zum Teil mit recht altertümlichen Merkmalen zu tun, wie sie offenbar bei allen Säugetieren in den allerfrühesten Stadien der Skelettanlage regelmässig auftreten.

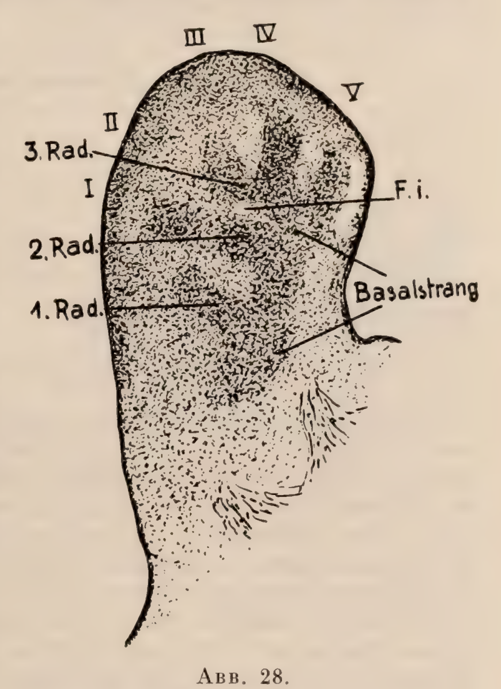


ABB. 28.
Felis catus L.
Hinterextremitätenanlage eines Embryos von 9,1 mm N.-S.-L.

Der Tarsus des älteren Embryos von 42 mm Nacken-Steiss-Länge zeigt an Bemerkenswertem bezeichnenderweise nur ein recht grosses und langgestrecktes Tarsale 1, das das Rudiment des Metatarsale I trägt. Ein Praehallux tritt nicht mehr auf; auch die doppelte Anlage des Naviculare ist nicht mehr festzustellen.

Aus den Untersuchungen an der Katze geht hervor, dass die Carnivoren auch in bezug auf die Entwicklung des Extremitäten-

skelettes nicht mehr ganz zu den primitiven Säugetierformen gerechnet werden können (Reduktion von Pollex und Hallux; Verschmelzen des Intermediums mit dem Ce r pr + di; Verschwinden eines freien Ce u di). Desto bedeutungsvoller ist es aber, dass die jüngsten Stadien der Skelettanlage wiederum das gleiche urtümliche Bild ergeben, wie diejenigen der bisher behandelten primitiveren Säugetiergruppen.

5. Xenarthra.

Von der eigentümlichen Säugetier-Ordnung der *Xenarthra*, welche neben sehr vielen recht spezialisierten Merkmalen doch auch eine Anzahl altertümlicher Züge aufweist, zu welchen wohl auch die Plantigradie gezählt werden kann, konnte eine sehr schöne, geschlossene Kette von Entwicklungsstadien des Gürteltieres bearbeitet werden.

a) *Dasypus hybridus* Desm.

Die jüngsten Embryonen dieser Spezies mit Nacken-Steiss-Längen von 6,8 mm, 8,2 mm und 10 mm ergaben zunächst eine Bestätigung der schon in Kapitel III A eingehend beschriebenen Frühstadien. Ist in der Extremitätenplatte des allerjüngsten Stadiums (6,8 mm) (vgl. Abb. 1) eine Skelettanlage noch nicht festzustellen, so wird eine solche in dem nächstälteren (8,2 mm) bereits in Form einer sehr schönen Gabelbildung sichtbar. In der paddelförmigen Vorderextremität des 10 mm langen Embryos treten dann schon drei vom Basalstrang ausgehende Radien auf, von denen die ersten beiden fast parallel zueinander in einem Winkel von ca. 60° zum Basalstrang verlaufen, während der dritte bogenförmig angelegt ist und gegen den vorderen Rand der Extremität mit dem zweiten Radius wieder zusammentrifft (vgl. Tabelle 2). Auch die Anlagen der fünf Finger sind festzustellen, von denen sich diejenigen des dritten und vierten stärker hervorheben.

An der Vorderextremität eines älteren Embryos von 12 mm Nacken-Steiss-Länge sind äusserlich nur noch vier Finger zu erkennen. Der fünfte wird nicht mehr sichtbar. Der Carpus befindet sich grösstenteils noch im Vorknorpelstadium (Abb. 29); nur Humerus, Ulna und Radius haben bereits knorpelige Struktur. Was hier sofort auffällt, ist eine besonders starke Zusammenschiebung und Verengerung des Carpus in seiner ganzen Länge zwischen den Enden von Ulna und Radius und den Basen der Finger, wodurch der ursprünglich sehr weite Zwischenraum zwischen dem äussersten Ende des radialen Stranges und dem intermedialen Strang sehr stark verkleinert wird. Dieses Ende des radialen Stranges besteht wieder aus einer dichten Mesenchymmasse, die gegen

den Rand zu etwas umbiegt. Der so entstandene Zipfel entspricht zweifellos der Anlage des echten Radiale. In der Fortsetzung desselben lässt sich tatsächlich wiederum der Praepollex als kleines, längliches und dunkel gefärbtes Element wahrnehmen. Der intermediale Strang hat sich in folgende Elemente gegliedert: Dem distalen Ulna-Ende ist in ursprünglicher Weise ein wie bei *Hemicentetes* auffallend grosses Intermedium breit angelagert; eng mit diesem verbunden folgt ein dreiteiliges Element, das sich bis zum Praepollex erstreckt und dem sich distal das hier wieder typisch in die Länge gezogene Carpale 1 mit dem abgespreizten ersten Finger anschliesst. Das dreiteilige Element (vgl. Katze, S. 86) wird gegen den Radius-Kopf hin offenbar aus den verschmolzenen Centralia radialia pr und di gebildet. Diese stehen ihrerseits in Richtung auf Carpale 2 und 3 in engstem Zusammenhang mit einem länglich-ovalen, mit einem selbständigen Knorpelkern ausgestattenen Gebilde. Seiner Lage nach handelt es sich hier offenbar wiederum um das Centrale ulnare distale, das durch die erwähnte Zusammenschiebung der Carpalelemente hier an die Centralia radialia angedrückt wurde. Ein Centrale ulnare proximale ist nicht festzustellen; doch ist sein Platz durch einen grossen, freien Raum gekennzeichnet. Die Carpalia 2 und 3 sind sehr breit und flach und tragen die beiden stärksten Finger. Das Metacarpale III, das als typisches *Xenarthra*-Merkmal am kräftigsten von allen entwickelt ist, scheint sogar teilweise noch vom Carpale 4 gestützt zu werden. Dieses trägt im übrigen nur den vierten Finger; der stark reduzierte fünfte Finger steht in keinerlei Verbindung mit ihm, sondern geht hier tatsächlich deutlich vom Ulnare aus. Erwähnenswert ist noch das Foramen interosseum an typischer Stelle zwischen Intermedium und Ulnare, sowie die Tatsache, dass der Daumen durch die besondere Stellung und Form des Carpale 1 stark opponiert ist (vgl. Tabelle 2).

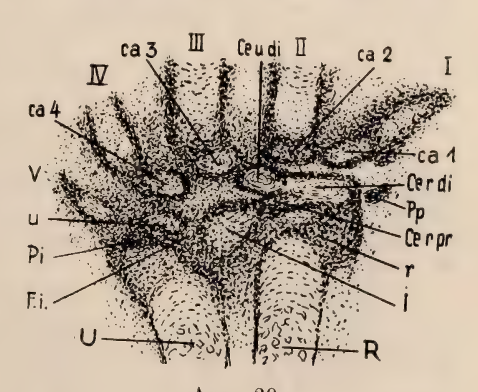


ABB. 29.
Dasypus hybridus Desm.
Carpus-Anlage eines Embryos von 12 mm N.-S.-L.

Im ältesten Stadium schliesslich, einem Embryo von 26 mm Nacken-Steiss-Länge, zeigen die Carpalelemente Knorpelstruktur. Die ganze Handwurzel erscheint wieder zwischen Zeugopodium und Metapodium stark zusammen- und in die Breite gedrückt. Das Intermedium ist ein grosses selbständiges Element geblieben, während der Komplex der oben beschriebenen Centralia zu einem einzigen, rechteckigen Knorpel verschmolzen ist. Neben ihm ist der kleine Praepollex noch immer

deutlich zu sehen. Das langgestreckte Carpale 1 steht wie üblich auch mit dem Metacarpale II in Berührung und trägt den wieder etwas aus der Reihe geschobenen, nur noch leicht opponierten und reduzierten Daumen. Das Carpale 2 ist noch immer sehr klein, sodass sich das recht starke Metacarpale II auch noch auf das Carpale 3 stützt. Auf ähnliche Weise gelenkt das mächtige Metacarpale III ausser mit dem Carpale 3 auch mit dem Carpale 4. Die Verschiebung der Metacarpalia wirkt sich natürlich ebenfalls auf den vierten und fünften Finger aus, so dass das Metacarpale V in enger Berührung mit dem Ulnare steht. Diese Tatsache betont übrigens auch WEBER (1928). Der fünfte Finger ist stark reduziert: Auf seinem Metacarpale sitzt nur noch eine rudimentäre Phalange.

In der Hinterextremität tritt die erste Andeutung einer Skelettanlage erst im Embryo von 10 mm Nacken-Steiss-Länge auf und zwar in Form des gesonderten ersten, tibialen Radius. Die ganze übrige Skelettanlage besteht noch aus einer unförmigen Mesenchymverdichtung, die nach aussen hin in die Anlagen der zweiten und dritten Zehe übergeht. Es macht sich also hier schon in den allerfrühesten Stadien die Reduktion der Randstrahlen bemerkbar.

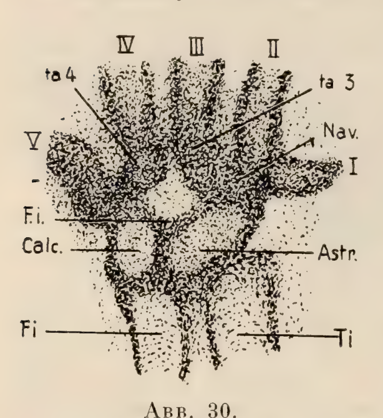


ABB. 30.
Dasypus hybridus Desm.
Tarsus-Anlage eines Embryos von 12 mm N.-S.-L.

Die paddelförmige Hinterextremität des Embryos von 12 mm Nacken-Steiss-Länge befindet sich im Vorknorpelstadium (Abb. 30). Die Tibia endigt frei und lehnt sich mit ihrem Kopf nur lose an den übrigen Tarsus. Der von der Fibula ausgehende intermediale Strang besteht in der Hauptsache aus einem grossen, länglich-ovalen Element, dem späteren Astragalus. Eine Zusammensetzung aus mehreren Teilen ist an ihm nicht festzustellen; doch ist aus der immerhin beträchtlichen Längenausdehnung zu entnehmen, dass der proximale Teil dem Intermedium entspricht, und in den distalen wiederum das Centrale tibiale proximale eingegangen ist. Seine Längsrichtung weist auf die erste Zehe hin, die stark rudimentär, aber in geradezu auffälliger Weise von der zweiten Zehe weggespreizt erscheint (vgl. Tabelle 2). Der Übergang vom Astragalus zur Anlage der ersten Zehe wird durch eine Gewebeverdichtung gebildet, die sich gegen die fibulare Seite des Tarsus hin bis zur mesenchymatischen Anlage des Tarsale 3 ausdehnt. Es ist die Anlage des Naviculare, welche aus zwei allerdings nur schwach sichtbaren, getrennten Centren gebildet wird, bei denen es sich zweifellos um das Centrale tibiale distale und das Centrale fibulare distale handelt. Der Fibula schliesst sich in gerader Richtung als grösseres Vorknorpelelement das Fibulare an, das später mit einer Mesenchymverdichtung plantar unter dem Fibula-Ende (Anlage des Pisiforme) zusammen den Calcaneus

bilden wird. Die Anlage der stark reduzierten fünften Zehe geht auch hier wieder mit aller Deutlichkeit seitlich von dem Fibulare aus. Die Anlage des Tarsale 4 dagegen steht allein mit dem vierten Zehenstrahl in direkter Verbindung. All die erwähnten Elemente gruppieren sich um einen quadratischen, freien Raum im Zentrum des Tarsus, in dessen proximaler Ecke das Foramen interosseum liegt. Ähnlich wie in der Hand entspricht diesem Raum der Platz, an welchem das Centrale fibulare proximale zu suchen wäre, das aber in den vorliegenden Stadien nicht mehr nachgewiesen werden konnte.

Bei der Hinterextremität des ältesten Embryos ist zu bemerken, dass der Astragalus breit und gedrungen ist, während der schmälere Calcaneus einen langen und dünnen Fersenhöcker (Pisiforme) aufweist. Das flache Naviculare trägt einen spitzen Vorsprung, der ein Stück weit dem Astragalus entlang gegen die Tibia zieht. Er liegt somit an der gleichen Stelle, an der wir bei den Nagern das „Tibiale" fanden. Ob er mit diesem Element identisch ist, konnte allerdings nicht festgestellt werden. Das Tarsale 1, ein langer und schmaler Knorpel, liegt wiederum ein ganzes Stück weit dem Metatarsale II an, da das Tarsale 2 sehr klein ist. Die erste Zehe erscheint nur noch leicht weggespreizt und ist, wie die fünfte, etwas reduziert. Letztere steht hier jedoch bereits ausschliesslich mit dem Tarsale 4 in Berührung. Die dritte und die vierte Zehe sind die stärksten.

Diesen Untersuchungen über die Entwicklung des Extremitätenskelettes von *Dasypus* zufolge bestätigt sich die eingangs erwähnte Tatsache, dass bei dieser Gruppe der *Xenarthra* eine merkwürdige Vermengung sehr altertümlicher Merkmale (Oppositionstellung von Pollex und Hallux in jungen und mittleren Stadien; Vorhandensein eines Praepollex; selbständiges, sehr grosses Intermedium carpi) mit höher differenzierten Erscheinungen (Reduktion der randständigen Finger- und Zehenstrahlen; Zusammenschiebung des Carpus; Fehlen eines freien Centrale carpi) zu finden ist.

6. Chiroptera.

Die Stellung der Fledermäuse unter den Säugetieren ist nicht leicht zu bestimmen, da sich in dieser Ordnung wiederum einerseits eine Anzahl primitiver Merkmale, andererseits eine ganze Reihe sekundärer Abänderungen feststellen lassen. (Weber, 1928, z. B. behandelt sie anschliessend an die Insectivoren.) Mit der Ausbildung der Flugfähigkeit sind vor allem die Extremitäten sehr starken Abänderungen unterworfen gewesen. Meine Unter-

suchungen an zwei Embryonen von *Molossus* spec. sind insofern recht aufschlussreich, als sie zwei Etappen dieser Umbildung der Säugerextremitäten zur Fluggliedmasse festhalten.

a) *Molossus* spec.

Die Extremitäten des jüngeren Embryos mit einer Nacken-Steiss-Länge von 8 mm sind noch typisch paddelförmig gestaltet (Tafel I, Fig. 5) und gleichen damit durchaus den entsprechenden Entwicklungsstufen anderer Säugetiere, abgesehen von einer merklichen Verbreiterung der Handplatte. Von dieser jedoch zieht bereits in Form eines Plagiopatagiums (c) eine Hautfalte zur hinteren Extremität, aus welcher sich später die Flughaut entwickelt. Bemerkenswert ist, dass sie nicht, wie nach Betrachtung adulter Tiere zu erwarten wäre, an der Stelle der Handplatte ansetzt, die der Anlage des fünften Fingers (a) entspricht, sondern deutlich unterhalb derselben, am Extremitäten-„Stiel", wobei zwischen der ganzen Länge desselben und der Rumpfseitenwand ein vergrössertes, dreieckiges Feld (b) im Plagiopatagium in Erscheinung tritt. Damit wird hier ein Entwicklungsstadium der Flughaut durchlaufen, das weitgehendst jenem bei den Flugbeutlern *(Petaurus)* und Flughörnchen *(Pteromys)* entspricht (sog. Fallschirmsäugetiere nach Abel, 1912). Übrigens hat diese Flug-Hautfalte selbstverständlich einen durchaus sekundären Charakter und ist nicht zu verwechseln mit der primären Seitenfalte, aus der sich die Extremitätenanlagen selbst entwickelten. Die Schnittserie der Vorderextremität wies eine vorknorpelige Skelettanlage auf. Die ganze Handwurzelregion erscheint sehr klein und zusammengedrängt, die Fingeranlagen sind deutlich ausgeprägt. Nur unklar zu erkennen ist die helle Trennungszone zwischen dem radialen und dem schwach sichtbaren und dünnen intermedialen Strang, welch letzterer aber wieder eindeutig im ersten Fingerstrahl endigt. Die Anlage des Carpale 1 ist als dunkle Mesenchymverdichtung zu erkennen. Das Foramen interosseum liegt wieder an gewohnter Stelle seitlich vom mittleren Teil des intermedialen Stranges. Ulnar von ihm, von der Anlage der Ulna aus, zieht eine längliche, dunkle Mesenchymansammlung bis gegen die Basis des vierten und dritten Fingerstrahls, aus der sich später wohl das Ulnare, das Carpale 4 und das Carpale 3 entwickeln. Interessant sind aber besonders die Verhältnisse der Fingeranlagen: Der erste Finger erscheint noch recht kurz und ist gegenüber dem etwas längeren zweiten Finger deutlich opponiert (siehe Tabelle 2). Der dritte Finger ist wieder länger als der zweite; die grösste Länge weist jedoch der vierte Finger auf, dem allerdings der fünfte nur wenig nachsteht. Bemerkenswert an den beiden letzteren ist, dass sie S-förmig nach hinten gebogen sind, während die drei ersteren noch vollkommen gerade angelegt werden. Es macht sich also bei den Fingerstrahlen IV und V, die offenbar, ausgehend vom ulnaren Handgelenk-Winkel, zuerst als Flugfinger in die Flughaut eingespannt werden, hier schon die

Umbiegung nach rückwärts bemerkbar, die sich später auch auf den zweiten und dritten Fingerstrahl ausdehnen wird.

An der Vorderextremität des älteren Embryos von 9 mm Nacken-Steiss-Länge (Tafel I, Fig. 6) lässt sich nun auch das Chiropatagium erkennen, während der deutliche Trennungsspalt zwischen Handsaum und Plagiopatagium hier verschwunden ist und letzteres nun am Hinterrande des fünften Fingers endigt. Der Daumen als einziger Finger bleibt frei, während die übrigen vier durch die Flughaut miteinander verbunden sind. Diese zieht dann vom fünften Fingerstrahl aus zur Hinterextremität, wo sie unterhalb der ersten Zehe ansetzt. Auch die Anlage des Uropatagiums ist bereits vorhanden in Form einer kleineren Hautfalte, die von der Basis der fünften Zehe zum Schwanzansatz zieht. Damit sind die adulten Verhältnisse weitgehendst vorbereitet. Die Skelettanlage befindet sich im Knorpelstadium. Während der starke Radius in einer sehr breiten Epiphyse endigt, erscheint die Ulna dünn und reduziert. In ihrem mittleren Teil ist sie gegen den Radius zu etwas eingeknickt. In der Handwurzel liessen sich folgende Elemente bestimmen: Der Gelenkfläche des Radius liegt an der ulnaren Seite ein kleines, flaches Intermedium an. Ihm folgt in Richtung auf den ersten Finger ein grosses, gegen diesen hin an Breite zunehmendes Element, das sich sogar noch palmarwärts unter den Radius ausdehnt. Eine von der radialen Seite her eindringende Einkerbung teilt es in eine längliche, dem Radius anliegende und eine kleinere, gegen das Carpale 2 zu gelegene Hälfte. Nach allem, was wir bisher feststellen konnten, ist anzunehmen, dass es sich bei ersterer um das Ce r pr + di, bei letzterer um das Ce u di handelt (vgl. *Dasypus*, *Felis* !). Dies erscheint umso wahrscheinlicher, als im Anschluss an das Ulnare zwischen Intermedium und Carpale 4, teilweise dorsalwärts über den dem Ce r pr entsprechenden Teil verschoben, ein grösseres und ovales Element zu finden ist, das zweifellos dem Ce u pr entspricht. Damit scheint auch für die *Chiroptera* der Nachweis der Anwesenheit aller vier ursprünglichen Centralia möglich zu sein. Da das Intermedium und die verschmolzenen Centralia radialia zusammen die mächtige Gelenkfläche des Radius nicht ganz ausfüllen, auch ein Praepollex nur als schwach sichtbares Rudiment palmarwärts verschoben an der radialen Ecke des Radius-Kopfes auftritt, rückt das nächstfolgende Element, das wieder recht grosse Carpale 1, ebenfalls ziemlich nahe an das Radius-Ende heran. Der stark opponierte Daumen ist kurz, breit und gedrungen. Sein Metacarpale gelangt sogar mit dem Metacarpale II in Artikulation. Neben dem rundlichen Carpale 2 liegt das langgezogene Carpale 3; die beiden zugehörigen Metacarpalia sind noch gerade gerichtet. Die vom Carpale 4 ausgehenden Metacarpalia IV und V dagegen lassen die Knickung nach rückwärts erneut deutlich erkennen. Eine auffallende Lage weist das Pisiforme auf: Es ist sehr stark gegen den ulnaren Rand der Extremität hinaus gedrängt und befindet sich nun ein ganzes Stück weit von dem Ulnare entfernt an der ulnaren Ecke des Ulna-Kopfes (vgl. LEBOUCQ, 1899). Diese Verhältnisse lassen sich wohl erklären durch die fort-

schreitende Umstellung der Bewegungsrichtung des Handgelenkes von einer palmaren in eine ulnare Ebene, die durch die Ausbildung des Flugvermögens bedingt worden ist. Eine hierzu konvergente Ausbildung erfährt das Pisiforme auch im Vogelflügel (vgl. STEINER, 1922).

Die Hinterextremität des jüngeren Embryos zeigt wieder völlig das gewohnte Bild einer frühen Säugetierextremitäten-Skelettanlage. Tibia und Fibula sind vorknorpelig, und eine helle Zone trennt in gewohnter Weise den tibialen Strang vom übrigen Tarsus. Der intermediale Strang, der deutlich sichtbar ist, nimmt seinen typischen Verlauf vom Fibula-Ende bis in die Anlage der ersten Zehe, die gegenüber denjenigen der übrigen vier Zehen sehr kurz, aber wieder deutlich opponiert ist (vgl. Tabelle 2). Das sei hier besonders hervorgehoben; denn in späteren Stadien scheint sich diese Oppositionsstellung ganz zu verlieren.

Auch die Hinterextremität des älteren Embryos besitzt einen kaum abgeänderten Tarsus. Die Fibula ist hier noch selbständig vorhanden, was unter den Chiropteren allein bei der Familie der *Molossidae* der Fall ist; bei allen übrigen Familien ist sie mehr oder weniger stark reduziert (WEBER, 1928). Im übrigen kommt hier wieder besonders schön zum Ausdruck, dass der zweite Radius oder intermediale Strang von der Fibula ausgeht und in gerader Linie gebildet wird aus dem Astragalus (Intermedium + Ce ti pr), dem äusseren Teil des Naviculare (Ce ti di), dem Tarsale 1 und der ersten Zehe. Letztere ist hier nicht mehr opponiert (vgl. Tabelle 2; Übergang zum Hängeklettern). Von den Metatarsalia ist das fünfte das stärkste geworden. Dem Fersenhöcker des Calcaneus (Pisiforme) schliesst sich seitlich ein etwas gegen die fünfte Zehe zu umgebogener, knorpeliger Sporn (Calcar) an, der für alle Chiropteren typisch ist. Er verknöchert später und dient bekanntlich als Stütze des Uropatagiums. Unbedingt ist er als sekundäre Bildung anzusehen.

Diesen Befunden ist zu entnehmen, dass die in Anpassung an das Flugvermögen erfolgten Abänderungen im Aufbau der Skelettelemente der Fledermaus-Extremitäten doch nicht so starker Natur sind, wie auf den ersten Blick angenommen werden könnte, da sie sich lediglich auf Stellungs- und Formveränderungen der die Flughaut stützenden Fingerstrahlen, sowie auf eine Verschiebung des Pisiforme in der Hand beziehen. Ihr Aufbau ist im Gegenteil ein durchaus primitiver geblieben, der damit den Anschluss der Chiropteren an die Insectivoren oder an irgend eine andere primitive Säugetierordnung durchaus rechtfertigen würde. Als sehr wichtig erscheint im Hinblick auf die gerade für den Flugerwerb der Chiropteren anzunehmende Arboricolie ihrer Vorstufen die nachweisbare Oppositionsstellung sowohl des ersten Finger-, als auch des ersten Zehenstrahles, die in jüngeren Stadien

deutlicher sichtbar ist als in älteren. Sehr überzeugend tritt während der Entwicklung der Flughaut der Fledermäuse auch die Stufe des Fallschirmsäugetieres in Erscheinung.

7. Artiodactyla.

Ebenfalls bedeutende Abänderungen sehr starken Grades, jedoch in Richtung extrem entwickelter Laufbeine erfahren die Extremitäten derjenigen Säugetierordnungen, die der über die ganze Erde verbreiteten grossen Gruppe der *Ungulata* angehören. Trefflich beschreibt WEBER (1928) diese folgendermassen: „Trotz ihres verschiedenen Baues stimmen sie zunächst darin überein, dass der meist beträchtlich grosse Körper in der Regel durch hohe Extremitäten getragen wird, die nur in wenigen Fällen sekundärer Anpassung zum Klettern und Graben gebraucht werden, jedenfalls aber Greifen ausschliessen und sehr allgemein zur schnellen Fortbewegung auf dem Boden eingerichtet sind. Zu dem Zweck wurden, zur Erzielung langer Hebelarme, die ursprünglich pentadactylen, plantigraden Gliedmassen der Vorfahren derartig aufgerichtet, dass sie digitigrad, endlich unguligrad wurden. Hierbei verlängerten sich die peripheren Teile der Extremitäten, während die Zehenzahl meist reduziert wurde, jedoch so, dass ein resp. zwei der mittleren Digiti auf Kosten der anderen erstarkten und ausschliesslich oder hauptsächlich das Gewicht des Körpers tragen." Einige Embryonalstadien von artiodactylen Formen ermöglichten es mir, nun auch hier einen aufschlussreichen Einblick in die Anlage des Extremitätenskelettes dieser sehr hoch differenzierten und stark spezialisierten Säugetiere zu tun.

a) *Sus scrofa* L.

Die Vorderextremitäten 12—12,6 mm langer Schweineembryonen zeigen, dass distinkte Carpalelemente auf dieser Stufe in der Skelettanlage noch nicht entwickelt sind. Streng für sich tritt dagegen wieder der radiale Strang in Erscheinung, der grösstenteils dem späteren Radius entspricht und noch vorknorpelig ist, während sein leicht nach aussen umgebogenes, vorderes Ende aus dichtem Mesenchym besteht. Schwach sichtbar ist ein schmaler, intermedialer Strang, der, von der vorknorpeligen Ulna ausgehend, proximal am typischen Foramen interosseum vorbeizieht und in einer dunkeln Gewebeverdichtung distal vom freien

Ende des radialen Stranges endigt. Diese Verdichtung entspricht dem Carpale 1. Eine Anlage des ersten Fingers lässt sich ebenfalls noch in einem letzten Rudiment nachweisen in Form einer Gewebeverdichtung, die von der Anlage des Carpale 1 ausgehend dicht der Anlage des 2. Fingers anliegt und nur noch einen kurzen, nach aussen gerichteten Stummel bildet. Eine weitere, sehr dunkel gefärbte und bogenförmige Mesenchymverdichtung folgt als dritter Seitenstrang auf das Foramen interosseum und zieht vom ulnaren Hauptstrang bis zur Anlage des zweiten Fingers. Aus ihr entwickeln sich später anscheinend der Komplex der Centralia ulnaria und die Carpalia 2 und 3. Die Anlage des Carpale 4 liegt noch weiter distal in der Fortsetzung des Basalstranges in den vierten Finger. Schon auf dieser sehr frühen Stufe ist die artiodactyle Tendenz der Skelettentwicklung zu erkennen, indem die Anlagen des dritten und vierten Fingers am stärksten und längsten ausgebildet sind, während diejenigen des zweiten und fünften nur als kurze Vorsprünge erscheinen.

Ein sehr viel älterer Embryo von 43 mm Nacken-Steiss-Länge zeigt uns bereits die endgültige Zusammensetzung der Extremität. Der Radius hat sich mächtig entwickelt, die Ulna dagegen ist sehr dünn. Der Carpus besteht aus acht Elementen: der inneren, ulnaren Seite der Gelenkfläche des Radius schliesst sich das sehr grosse Intermedium an, das zwar nicht mehr in direkter Berührung mit der Ulna steht, aber durch einen langen Fortsatz an eine früher vorhandene Verbindung erinnert. An die äussere Seite der Radius-Epiphyse legt sich ein längliches Element (Ce r pr + di) an, mit welchem an seiner radio-palmaren Seite ein ziemlich starker Höcker, wahrscheinlich der Rest eines Praepollex, verbunden ist. Auch das rudimentäre Carpale 1 finden wir palmarwärts unter das nur wenig grössere Carpale 2 verschoben. Von einem Metacarpale I ist keine Spur vorhanden (vgl. Rosenberg 1873, Suschkina-Popowa 1915), das Metacarpale II ist schwach und dünn; die Metacarpalia III und IV als die statischen Hauptstützen im Metapodium der *Artiodactyla* sind am stärksten entwickelt, während das Metacarpale V wieder reduziert erscheint. IV und V setzen am Carpale 4 an. Das Ulnare zwischen Ulna und Carpale 4 stellt ein in der Längsrichtung verlängertes, aber nicht breiter als die Ulna selbst entwickeltes Element dar. Zwischen ihm und dem Intermedium lässt eine Lücke auf das Foramen interosseum schliessen. Palmar unter dem Ulnare befindet sich das kleine Pisiforme. Eine abweichende Interpretation erfahren die Carpalelemente durch Schinz (1937), der beim neugeborenen Schwein anliegend an Ulna und Radius ebenfalls vier Elemente beschreibt, sie aber als Ulnare, Intermedium, palmar darunter ein „Accessorium“ und Radiale bezeichnet. Es ist aus seinen Abbildungen 2 und 3 zu entnehmen, dass sein Ulnare offensichtlich dem Pisiforme entspricht, sein Intermedium dem Ulnare, sein Accessorium dem eigentlichen Intermedium (in welchem nach Schinz somit nur ein recht kleiner Knochenkern zur Anlage gelangt) und sein Radiale dem normalen Scaphoid, d. h. dem Komplex der Centralia radialia.

Auch in der Hinterextremität der jüngeren Embryonen kann sehr schön die frühzeitig verstärkte Anlage der 3. und 4. Zehe im artiodactylen Fusse nachgewiesen werden. Im übrigen entspricht dieses Stadium wiederum einer typischen Stufe der Frühentwicklung des Säugerfusses. Es lässt sich der Verlauf des fibularen Basalstranges vom Femur über die Fibula bis in die Anlage der vierten Zehe verfolgen. Ferner ist noch die Anlage des tibialen und intermedialen Stranges zu erkennen. Von den Zehenstrahlen werden die Zehen II und V noch sehr deutlich angelegt, während von der ersten Zehe nur Andeutungen ihrer Anlage zu sehen sind. Auffallend ist, dass der tibiale Strang fast parallel zum fibularen angelegt wird (vgl. POPOWA 1913, SUSCHKINA-POPOWA 1915).

Der Tarsus des älteren Stadiums setzt sich aus sieben Elementen zusammen: Der Astragalus ist breit und gedrungen (Intermedium + Ce ti pr), der Calcaneus dagegen lang und schmal (Fibulare + Pisiforme). Letzterer sendet in seinem mittleren Teil einen Fortsatz plantarwärts unter den Astragalus; möglicherweise entspricht dieser einem Ce fi pr (vgl. das Ce fi pr in seiner identischen Lage bei *Mus*, S. 79). Das Naviculare (Ce ti di + Ce fi di) liegt ebenfalls teilweise unter dem Astragalus. Es trägt die beiden schmalen Tarsalia 1 und 2 (von denen das längere Tarsale 1 sich plantar unter das Tarsale 2 geschoben hat) und das breite Tarsale 3. Von merkwürdiger Gestalt ist das Tarsale 4: Einerseits dient an der fibularen Seite ein kleinerer Vorsprung als Ansatzstelle für das Metatarsale V, andererseits erstreckt sich ein langer und schmaler Fortsatz tief unter den Astragalus hinein. Auch im Fuss fehlt ein Metatarsale I, die Metatarsalia II und V sind reduziert, III und IV sehr stark entwickelt und kräftig.

b) *Bos taurus* L.

Die Untersuchung der Vorderextremität eines sehr jungen Rind-Embryos von 23 mm Nacken-Steiss-Länge ergab, ähnlich wie bei *Sus*, auch in dieser so stark abgeänderten Form auf frühesten Stadien den gleichen uns nun schon bekannten Grundplan im Aufbau der Skelettanlage der Extremitäten. Als Beleg für diese bei so spezialisierten Säugetierformen wichtige Feststellung sei auf Abbildung 31 verwiesen. Ähnlich wie bei *Cavia* (S. 83) sind hier sogar deutlich v i e r vom Basalstrang (Humerus, Ulna, Ulnare, vierter Finger) ausgehende Radien zu unterscheiden. Der erste Radius oder radiale Strang, in seinem Hauptteil durch den knorpeligen Radius gebildet, biegt mit seinem distalen Ende, das nach allem, was bisher gesagt wurde, das echte Radiale und den Praepollex enthält, etwas nach dem vorderen Rande der Extremität um. Durch eine hellere Zone von ihm getrennt verläuft der breite, intermediale Strang von der knorpeligen Ulna in den bereits rudimentären, aber als dunkler Vorsprung deutlich erkennbaren ersten Finger. Wiederum eine helle Zone, in der das Foramen interosseum gelegen ist, grenzt ihn gegen den dritten Radius ab, der vom Ulnare aus über eine kleine Verdickung (Anlage eines Centrale ulnare!) in den zweiten

Fingerstrahl hinüberzieht. In gerader Richtung schliesst sich dem Ulnare weiterhin das Carpale 4 an, das mit dem vierten Fingerstrahl noch in engem Zusammenhang steht. Der fünfte Fingerstrahl scheint sich, wie wir es nun schon häufig gefunden haben, eher dem Ulnare anzuschliessen. Eine dichte Gewebebrücke führt vom Carpale 4 zum Carpale 3, wodurch der vierte Radius in Erscheinung tritt. Das Carpale 3 ist ebenfalls noch mit dem dritten Fingerstrahl eng verbunden. Auf diesen in frühen Stadien engsten Zusammenhang der Carpalia 3 und 4 mit ihren entsprechenden Metacarpalia weist Suschkina-Popowa (1915) eingehend hin. Von einer serialen Anordnung des Basipodiums, wie sie in meinem Präparat so überaus deutlich zutage kommt, findet die gleiche Autorin bei *Bos* jedoch nur Spuren in den frühesten Stadien. Sehr ausgeprägt sind weiterhin die durch die artiodactyle Entwicklungsrichtung bedingten Grössenunterschiede zwischen dem starken dritten und vierten Fingerstrahl einerseits und dem noch vorknorpeligen zweiten und fünften andererseits. Übrigens ist der vierte Fingerstrahl wiederum der längste. Die Verschmelzung der Metacarpalia III und IV zum „Kanonenbein“, wie sie beim erwachsenen Rind regelmässig auftritt, ist hier selbstverständlich noch nicht im geringsten angedeutet. Zu erwähnen ist noch die Anlage des Pisiforme seitlich von der Berührungsstelle der Ulna mit dem Ulnare.

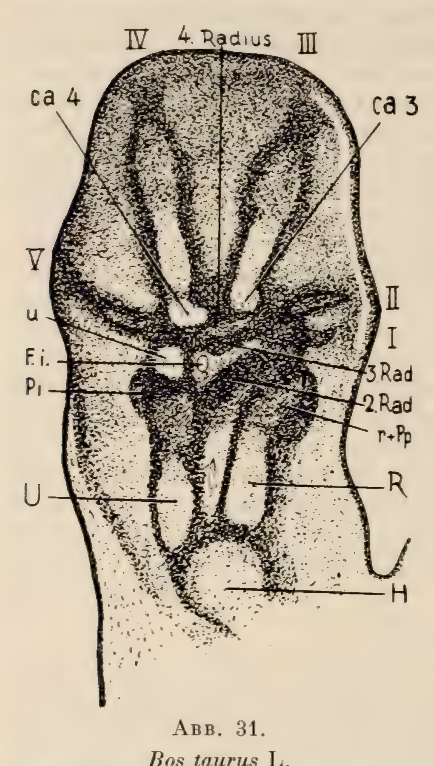


Abb. 31.
Bos taurus L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 23 mm N.-S.-L.

Bedauerlicherweise erhielt ich von diesem schönen Stadium nur die vordere Embryonenkörperhälfte, so dass mir die Hinterextremität nicht zur Verfügung stand und über die Entwicklung derselben bei *Bos* hier nichts weiter ausgesagt werden kann. Aus den Abbildungen, welche Suschkina-Popowa (1915) veröffentlicht hat, ist zu entnehmen, dass die Tibia in frühen Stadien wieder in einen typischen Tibiale-Praehallux-Fortsatz endigt, ferner, dass zwischen ihr und dem intermedialen Strang eine sehr deutliche Lücke vorhanden ist und es noch zur vorübergehenden Anlage der ersten Zehe und des Tarsale 1 kommt.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen an *Artiodactyla* scheint mir zu sein, dass selbst so stark abgeänderte Extremitätenformen, wie sie für die Paarhufer typisch sind, nach genau dem gleichen Grundplan angelegt werden wie diejenigen der primitivsten Tetrapoden, ja sogar in überaus eindrucksvoller Weise (vgl. Abb. 31) den ursprünglichen Aufbau dieser primitiven Tetrapodenextremität erkennen lassen. Darüber hinaus scheint insbesondere *Sus* noch einige recht primitive Merkmale in der Skelettanlage festzuhalten, wie z.B. das sehr grosse Intermedium und das Praepollex-Rudiment der Hand.

8. Marsupialia.

An den Schluss meiner Untersuchungen stelle ich absichtlich die Beschreibung der Verhältnisse bei den Marsupialiern, speziell jene bei je einem Embryo, Beuteljungen und jungen Exemplar von *Didelphis marsupialis* L., da die Marsupialier, durch ihre Stellung zwischen den *Monotremata* und *Monodelphia*, eine recht primitive Stufe unter den Säugern einnehmen, weshalb die Frage nach der Entwicklung ihres Extremitätenskelettes unser ganz besonderes Interesse verdient. Sie sind zugleich eine der wenigen Säugetiergruppen, bei denen dieselbe eingehender beschrieben worden ist und zwar schon durch Emery (1897), der hauptsächlich verschiedene australische Beuteltierembryonen untersuchen konnte, zu welchen die amerikanische Form *Didelphis* eine glückliche Ergänzung bildet.

a) *Didelphis marsupialis* L.

Vorderextremität.

Das jüngste meiner Untersuchungsobjekte ist ein Embryo von 7 mm Nacken-Steiss-Länge (Tafel I, Fig. 7), was nach McCrady (1938), der die allgemeine Embryonalentwicklung von *Didelphis* eingehend beschrieben hat, einem Alter von etwa 11 Tagen entspricht. Auffällig ist zunächst an diesem Embryo die gewaltige Differenz in der Entwicklung zwischen Vorder- und Hinterextremität. Erstere zeigt schon die Form einer Paddel, aber noch ohne Pronation, mit den ersten Anlagen der Finger. Letztere dagegen ist nur als länglicher Höcker sichtbar. Schnitte durch die Vorderextremität ergaben, dass Radius und Ulna knorpelig, das Ulnare und die fünf Fingerstrahlen vorknorpelig angelegt sind (Abb. 32). Der Radius zeigt an seinem distalen Ende wieder einen leicht gegen den Extremitätenrand geneigten Vorsprung, die Anlage des Praepollex.

Der von der Ulna zum ersten Finger hinüberziehende intermediale Strang lässt in seinem Anfangsteil das Intermedium als Mesenchymverdichtung erkennen, welchem sich ein vorknorpeliges, grösseres Element, das Centrale radiale pr + di, anschliesst. Der diesem folgende erste Fingerstrahl lässt noch kein selbständiges Carpale 1 erkennen; doch ist ein solches in der dunkeln Zellansammlung an seiner Basis zu vermuten. Zu erwähnen ist, dass der erste Fingerstrahl gegenüber dem zweitenund dritten leicht opponiert erscheint, was aus seiner etwas bogenförmigen Anlage ersichtlich wird (vgl. Tabelle 2). Auch die Carpalia 2, 3 und 4 werden hier anscheinend nicht selbständig angelegt, sondern sind noch in den basalen Verdickungen der entsprechenden Fingerstrahlen enthalten (vgl. *Bos*, S. 98). Ein sehr grosses Element ist das Ulnare am Ende der Ulna, und es kann hier nun kein Zweifel bestehen, dass deutlich von ihm der fünfte Fingerstrahl ausgeht. Gegen die Mitte des Carpus zu liegt neben dem Ulnare in gewohnter Weise das hier besonders grosse Foramen interosseum, an dem distal vorbei noch ein dunkler Gewebestrang in den zweiten Fingerstrahl zieht. Es ist dies der dritte Seitenstrang, der die Centralia ulnaria pr und di enthält.

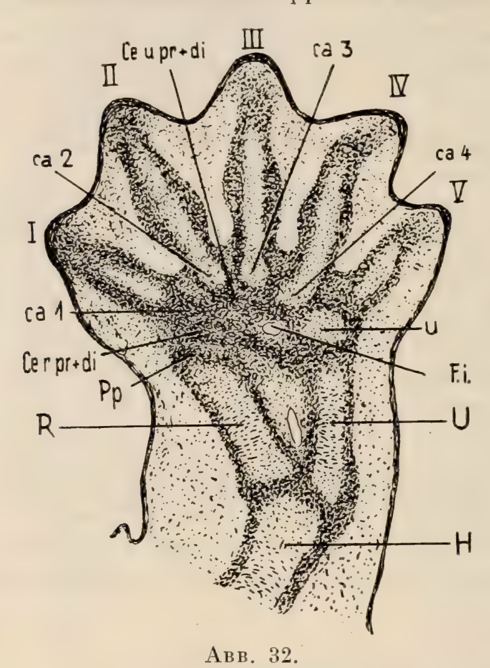


ABB. 32.
Didelphis marsupialis L.
Vorderextremitätenanlage eines Embryos von 7 mm N.-S.-L.

Figur 8 auf Tafel I stellt ein Beuteljunges von 11 mm Nacken-Steiss-Länge kurz nach der Geburt dar. Hier fällt der starke Unterschied in der Entwicklung der Vorder- und Hinterextremität wiederum ganz besonders auf. Die Vorderextremitäten sind stark in die Länge gewachsen, die Hand steht in typischer Pronationsstellung und ihre Finger tragen Krallen, während die Hinterextremitäten noch paddelförmig sind und erst früheste Zehenanlagen zeigen. Die Schnittserie ergibt, dass alle Elemente der Vorderextremität bereits verknorpelt sind (Abb. 33). Am Radius fällt uns vor allem ein langer Fortsatz an der radialen Ecke auf, der etwas gegen die Handfläche geneigt ist. EMERY (1897) bezeichnete diesen, der später zu einem selbständigen Element

werden soll, etwas unbestimmt als „radialen Randknorpel" und hält ihn noch für ein accessorisches Element. Ich kann mich aber dieser Auffassung nach allem, was bisher gesagt wurde, nicht anschliessen, sondern halte es für das echte Radiale. Sehr schön ist das der ulnaren Ecke der Radius-Epiphyse anliegende kleine Intermedium zu sehen. Neben diesem taucht wieder das grosse Centrale radiale pr + di auf, das, ähnlich wie bei *Felis*, mit einem breiten, medio-distalen Fortsatz (Centrale ulnare distale) bis zum Carpale 3 reicht. In Richtung auf den ersten resp. zweiten Finger schliessen sich diesem Element die etwa gleich grossen Carpalia 1 und 2 an, von denen das Carpale 1 wiederum die typische Gestalt und die typischen Beziehungen zu Carpale 2 und Metacarpale II aufweist; dementsprechend zeigt der erste Finger eine deutliche Oppositionsstellung. Das Carpale 1 trägt an seiner unteren, palmaren Seite einen kleinen, zapfenförmigen Fortsatz, der direkt an den oben erwähnten Vorsprung des Radius anschliesst; es ist dies der hier dem Carpale 1 eng anliegende Praepollex, der nach Emery in späteren Stadien ebenfalls als freies Element erscheint. Der Ulna folgt wieder in gewohnter Weise das Ulnare. welchem sich das Carpale 4 anschliesst. Ein langgezogener, schmaler Vorsprung an der ulnaren Seite des letzteren schiebt sich in einer Reihe von Schnitten der Serie zwischen Ulnare und Metacarpale V, muss aber dem vorherigen Stadium zufolge eine sekundäre Bildung sein. Ein selbständiges und freies Carpale 5 ist bei *Didelphis* somit sicher nicht vorhanden. Das Carpale 3 hat hier schon die typische, langgezogene Gestalt und reicht mit seinem proximalen Ende bis an das Intermedium.



Abb. 33.
Didelphis marsupialis L.
Handskelettanlage eines Beuteljungen von 11 mm N.-S.-L. (Mikrophotographie). Radius links, Ulna rechts.

Eine interessante Beobachtung können wir an einem Aufhellungspräparat eines jungen Exemplares von *Didelphis* machen (Abb. 34): Das Centrale radiale (pr + di) ist hier deutlich durch einen knorpeligen Strang mit dem Carpale 3 verbunden. Auf eine solche Verbindung weist auch Emery hin, doch verschwindet sie später wieder. Ihrer Lage nach könnte sie identisch sein mit der vorübergehenden Anlage des Centrale

ulnare distale. Sonst finden wir hier die gleichen Verhältnisse vor, wie in der Extremität des eben beschriebenen Beuteljungen.

Hinterextremität.

Die höckerartige Anlage der Hinterextremität des 7 mm langen Embryos befindet sich noch in einem Frühstadium, das eine Skelettanlage nicht erkennen lässt. Die Hinterextremität des Beuteljungen zeigt sich gerade im Übergang vom Vorknorpel- zum Knorpelstadium (Abb. 35), und ich kann hier eine volle Übereinstimmung mit EMERY's Befunden an einem entsprechenden Stadium feststellen. Auch ich finde eine dunkle Zellansammlung neben dem Naviculare im Anschluss an den Tibia-Kopf, welche auf die Anlage des eigentlichen Tibiale schliessen lässt und die nach EMERY später zu einem Fortsatz des Naviculare wird. Übrigens findet EMERY Ähnliches auch bei anderen Marsupialiern. In gerader Richtung auf diese Anlage des Tibiale folgt auch bei meinem Untersuchungsobjekt ein stark ausgeprägter, länglicher Praehallux, der sich eng an das Tarsale 1 anschmiegt. Es sei hier auf die fast identischen Verhältnisse in der Handanlage verwiesen. Als besonders bemerkenswerte Tatsache stellte EMERY bei *Didelphis* fest, dass in einigen Stadien alle fünf Tarsalia noch getrennt vorhanden sind und erst später Tarsale 4 und 5 miteinander verschmelzen. In meinem Präparat finde ich nun diesbezüglich folgende Verhältnisse vor: Das Tarsale 4 ist im Vergleich mit den Tarsalia 1, 2 und 3 ein sehr grosses Element mit stärkerer Längenausdehnung als die übrigen. Das Metatarsale IV liegt seinem vorderen Ende eng an. An seiner bogenförmig abgerundeten, fibularen Seite taucht nun in einigen Schnitten nahe dem Fibulare ein kleines und rundliches Element auf, das dem Tarsale 5 EMERY's entspricht. Das Metatarsale V steht mit ihm nur mit der fibularen Ecke seiner Basis in Berührung; sonst legt es sich dem Tarsale 4 seitlich an. Auch ich bin der Ansicht, dass wir es bei diesem Element tatsächlich mit einem allerdings recht rudimentären Tarsale 5 zu tun haben; ich konnte jedoch



ABB. 34.
Didelphis marsupialis L.
Aufhellungspräparat der Vorderextremität eines jungen Exemplares. Kralle des fünften Fingers abgefallen. (Mikrophotographie.) Radius links, Ulna rechts.

leider nicht feststellen, ob es wirklich mit dem Tarsale 4 später verschmilzt oder ob es in den folgenden Stadien gänzlich resorbiert wird, was mir seiner geringen Grösse und abseitigen Lage nach noch viel eher möglich zu sein scheint. EMERY nimmt dagegen das erstere an. Als weitere interessante Erscheinung erwähnt EMERY dann noch eine angedeutete Zweiteilung des Naviculare (auch SCHMALHAUSEN, 1908, beschreibt eine solche), die ich an vorliegendem Objekt ebenfalls deutlich feststellen kann. Es handelt sich hier, wie wir nunmehr wissen, um die Anlage des Centrale tibiale distale und des Centrale fibulare distale. Sehr interessant ist an meinem Präparat noch die Gestalt des Astragalus, die erkennen lässt, dass dieser unzweifelhaft sogar aus drei miteinander verschmolzenen Teilen besteht, und zwar einem grösseren, der dem Fibula-Kopf anliegt und zwei nebeneinander gelegenen kleineren, auf die das doppelte Naviculare folgt. Die Verschmelzungsstelle des grösseren mit den beiden kleineren Teilen ist durch eine tiefe Rinne an der fibularen Seite des Astragalus (Rest des Foramen interosseum) gekennzeichnet. Es erscheint ganz eindeutig, dass wir in dem grösseren, proximalen Teil die Anlage eines grossen Intermedium vor uns haben. Bei den beiden nebeneinanderliegenden, kleineren Teilen kann es sich jedoch nur um die Anlagen von Centrale tibiale proximale und Centrale fibulare proximale handeln. Diesem Befund zufolge ist es also tatsächlich möglich, die Anlagen von vier Centralia im Marsupialierfusse nachzuweisen, welche Tatsache in ihrer ursächlichen Bedeutung nicht genug hervorgehoben werden kann. Zum Schluss möchte ich ferner noch auf die folgende eindrucksvolle Lagebeziehung der Elemente dieser Tarsus-Anlage hinweisen, nämlich auf die vollkommen geradlinige Anordnung der den ursprünglichen Seitensträngen zugehörigen Elemente. Streng gesondert erscheint der tibiale Strang, der in der Anlage des Tibiale und des Praehallux endigt. Eine gerade Linie bildet der intermediale Strang mit den Anlagen der Elemente Intermedium, Ce ti pr, Ce ti di, Tarsale 1 und der ersten Zehe. Auch die Elemente des folgenden Seitenstranges lassen sich in

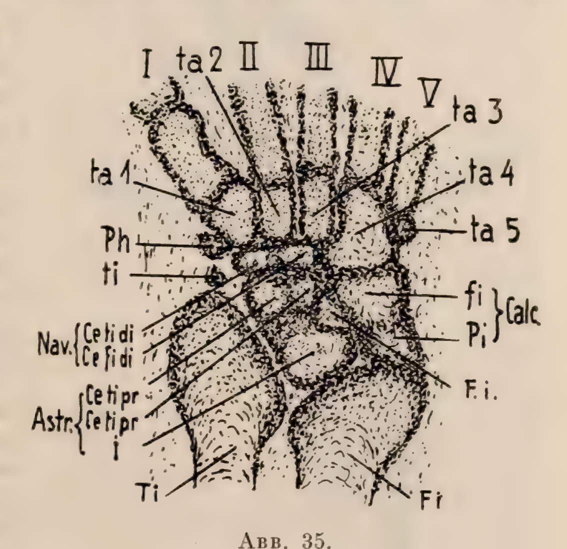


ABB. 35.
Didelphis marsupialis L.
Tarsus-Anlage eines Beuteljungen von 11 mm N.-S.-L.

ihren Anlagen in einer Reihe identifizieren: vom distalen Teil des Calcaneus, dem Fibulare, ausgehend sind es das Ce fi pr (ein Teil des Astragalus), das Ce fi di (ein Teil des Naviculare), das Tarsale 2 und die zweite Zehe. Damit haben wir wieder die ancestralen, typischen Tetrapoden-Verhältnisse vor uns. Wichtig ist endlich noch die Feststellung, dass im Fusse die erste Zehe stark opponiert und kurz und kräftig entwickelt ist (vgl. Tabelle 2).



Abb. 36.
Didelphis marsupialis L.
Aufhellungspräparat der Hinterextremität eines jungen Exemplares. (Mikrophotographie.) Tibia links, Fibula rechts.

Ergänzend liess sich im Aufhellungspräparat des Fusses des *Didelphis*-Jungen (Abb. 36) noch feststellen, dass der Praehallux zu einem recht kräftigen und langen Knorpelelement wird. Er inseriert an einem Vorsprung des Tarsale 1. Das Naviculare hat durch einen Fortsatz gegen die Tibia, der nach Emery dem Tibiale entspricht, halbmondförmige Gestalt angenommen. Der Hallux, der im Gegensatz zu den anderen Zehen keine Kralle trägt, ist sehr kräftig geworden und bleibt stark opponiert. Dieses Vorhandensein eines Greiffusses ist für alle Beutler typisch (wenn auch die Funktion des Greifens meist verloren ging) und brachte eine Anzahl Forscher schon frühzeitig dazu, die rezenten Marsupialier von arboricolen Vorfahren abzuleiten (Abel, Dollo, Huxley, Weber, u. a.).

Die Extremitätenentwicklung der Marsupialier stellt nach meinen Untersuchungen an *Didelphis* erneut eine Bestätigung der Primitivität dieser Säugetier-Gruppe dar, was noch ganz besonders betont wird durch die geradezu urtümlich anmutenden Verhältnisse in der Skelettanlage der Hinterextremität (vgl. Abb. 35).

IV. DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG

Bis in die neueste Zeit stehen sich die Ansichten über den Ursprung der Wirbeltier-Extremitäten noch immer diametral gegenüber (vgl. KÄLIN, 1938, und BRACHET, 1921). Die Kiemenbogen-Theorie GEGENBAUR's fand eine grosse Anzahl von Anhängern (FÜRBRINGER, BRAUS, KÄLIN, u.v.a.m.), die aber bezeichnenderweise alle mehr der vergleichend-morphologischen Richtung angehörten. Die Embryologen dagegen neigten mehrheitlich der Seitenfalten-Theorie von BALFOUR, THACHER und MIVART zu (MOLLIER, RABL, BRACHET, SEWERTZOFF, STEINER u.a.m.), da für GEGENBAUR's Theorie bis heute keinerlei embryologische Beweise zu erbringen waren (vgl. BRACHET) und sie besonders für die Erklärung der Entstehung der Hinterextremitäten versagte. Die Seitenfalten-Theorie fand dagegen durch die tatsächlich zu beobachtenden Vorgänge bei der allerersten Entwicklung der Extremitäten eine grosse Unterstützung, so z. B. in der Tatsache, dass die ersten Anlagen der paarigen Vertebraten-Extremitäten stets in Form von seitlich dem Rumpf anliegenden, horizontalen Leisten auftreten, die in ihrer Längenausdehnung weit über die spätere Anheftungsstelle der Extremitäten am Rumpf hinausgehen, ja sogar beiderseits eine zusammenhängende Lateralfalte bilden können (Nachweis BALFOUR's, 1874, an *Torpedo;* MOLLIER, 1894-97, und RABL, 1893, sahen darin allerdings eine sekundäre Bildung). Es erschien nun naheliegend, die seit K. E. v. BAER (1837) bei den Amnioten-Embryonen bekannte sog. Wolff'sche Leiste als Grundlage der Extremitätenentwicklung anzunehmen und der Lateralfalte BALFOUR's homolog zu setzen, wie dies auch eine ganze Reihe von Autoren getan hat (THACHER, MIVART, MEHNERT, u. a.). Doch fand diese Ansicht auch zahlreiche Gegner (z. B. BRAUS, RABL, MOLLIER). Ein endgültiger Entscheid dieser Frage ist bis heute noch nicht gelungen.

Das Vorhandensein der Wolff'schen Leiste als Ausgangspunkt der Extremitätenentwicklung kann auch nach meinen Untersuchungen in der bereits von K. E. v. BAER (1837) für die Säugetiere beschriebenen Art und Weise bestätigt werden. Ich fand diese charakteristische, embryonale Anlage bei zwei recht weit

auseinander stehenden Formen *(Dasypus* und *Cavia)* in eindrücklichster Weise ausgebildet (vgl. Abb. 1). Auch den schon häufig beschriebenen Vorgang der allmählichen Rückbildung des mittleren Teils der Extremitätenleiste bei stärkerem Auswachsen ihres cranialen und caudalen Endes beobachtete ich bei den erwähnten Embryonen. Auch die weitere Entwicklung der anfangs platten-, später paddelförmigen Extremitäten, vor allem in bezug auf das allererste Auftauchen ihrer Skelettanlage, das aber bisher bei Säugetieren übersehen wurde, konnte nun eindeutig festgelegt werden.

Die ersten Spuren einer Skelettanlage fand ich in den halbkreisförmigen, horizontalen Extremitätenplatten von Säugetierembryonen *(Cavia*, Abb. 2, und *Dasypus)*, die sich über etwa acht Somiten ausdehnen. In einer solchen Platte erstreckt sich eine zusammenhängende Mesenchymverdichtung parallel zur Körperachse durch ihre ganze Länge und zeigt sich in ihrem mittleren Teil etwas verdickt. Diese als G r u n d - oder B a s a l p l a t t e zu bezeichnende Bildung findet sich in den frühesten Extremitätenanlagen aller Vertebraten und tritt stets einheitlich auf; bei *Accipenser* jedoch konnten MOLLIER (1897) und später SEWERTZOFF (1931) eine segmentale Gliederung dieser frühesten Skelettanlage nachweisen. Dass letzterer Zustand als der allgemein ursprünglichere anzusehen ist, wird angedeutet erstens durch den für die niederen Vertebraten nachgewiesenen segmentalen Aufbau der Muskulatur und Innervation der Extremitätenanlagen (MOLLIER, 1897, RUGE, 1902), ferner zweitens durch den für Reptilien und Vögel (vgl. SEWERTZOFF 1908, STEINER 1922, 1935) beschriebenen Verlauf der in die Extremität führenden Spinalnervenäste (meist scheinen es 8 zu sein), die anfangs parallel zu einander und senkrecht zur Körperachse in die Basalplatte eintreten. Als direkten Beweis dieses segmentalen Aufbaues der frühesten Extremitätenanlagen konnten in meinen Präparaten gut sichtbare, in regelmässigen Abständen aufeinanderfolgende Löcher in der Basalplatte nachgewiesen werden, die wohl Gefässdurchbrechungen darstellen.

Mit der weiteren Entwicklung nimmt nun die Basalplatte immer mehr die Form eines zunächst noch parallel zur Körperachse gelegenen Stabes an, den ich als B a s a l s t r a n g bezeichnet habe. Aus seinem verdickten, mittleren Teil wächst gleichzeitig

in Form eines Seitenastes der erste Seitenradius aus, der anfangs noch in fast rechtem Winkel zum Basalstrang steht (vgl. Abb. 3 und Tabelle 2). Die Extremitätenplatte verwandelt sich nunmehr allmählich in eine Paddel, indem eine von hinten her dem Rumpf entlang eindringende Inzisur den caudalen Teil der Extremitätenanlage mehr und mehr vom Rumpfe abhebt. Es entsteht dadurch zwischen Basalstrang und Körperachse ein immer grösser werdender spitzer Winkel, während der Winkel zwischen Basalstrang und erstem Radius nach und nach kleiner wird. So kommt es zu einer ganz typischen Gabelbildung, wie wir sie auf Abb. 4 deutlich vor uns haben. Diese G a b e l b i l d u n g , die bei Säugetieren bisher noch nicht beobachtet worden ist, wurde schon bei vielen anderen Tetrapoden-Gruppen beschrieben (vgl. MOLLIER, RABL, SEWERTZOFF, SCHESTAKOWA, STEINER), ohne dass sie besonders beachtet worden wäre. Erst STEINER (1922, 34, 35) wies auf die besondere Bedeutung dieser frühesten Skelettanlage hin. Seine besonders an Reptilien und Vögeln gemachten Beobachtungen in den an das Gabelstadium anschliessenden Embryonalstadien konnte ich nun auch bei den Säugetieren bestätigen, nämlich, dass sich parallel zu dem als erster Radius identifizierten lateralen Gabelast sehr bald ein zweiter, dann fortlaufend ein dritter (vgl. z.B. Abb. 13, *Microcebus*) und vierter Radius entwickeln (Abb. 24, *Cavia* und Abb. 31, *Bos*). Diese Radien, vor allem der erste und zweite, sowie der zweite und dritte, sind durch ähnliche Gefässdurchbrechungen voneinander getrennt, wie sie schon im Anfangsstadium in gleichen Abständen aufeinander folgend zu beobachten waren. Auch in diesen Stadien laufen die Nervenfasern zunächst im rechten Winkel zur Körperachse aus den ventralen Wurzeln der Spinalnerven aus, treten aber nun mit der weiteren Drehung der Paddel in caudocranialer Richtung mehr und mehr von hinten her in die Extremitätenanlage ein, wobei die ersten Plexusbildungen beginnen. Die allerfrühesten Gliedmassenanlagen der Säugetiere erinnern demnach, gleich wie jene der übrigen amnioten Tetrapoden, in sehr weitgehendem Masse an die frühesten Entwicklungsstadien der Flossen primitivster Fischformen (Elasmobranchier, Chondrostier), wenn man den Basalstrang dem durch Verschmelzen der Basalia der Stützstrahlen (vgl. *Accipenser*) der ursprünglichen Flosse entstandenen Metapterygium, die Radien den Knorpelstrahlen der Fischflosse gleichsetzt (vgl. STEINER, 1935). Dieser

Homologisierung zufolge und nach allen tatsächlich zu beobachtenden Vorgängen bei der Anlage des Tetrapoden-Extremitätenskelettes ist an einem ursprünglich metameren Aufbau der Tetrapoden-Extremität, somit auch der Säugetiergliedmasse, nicht mehr zu zweifeln.

Bemerkenswert an der Entwicklungsstufe des Mammalier-Extremitätenskeletts, in welcher der dritte event. vierte Radius erstmals auftaucht, erscheint mir die Tatsache, dass besonders der erste und zweite Radius weit voneinander entfernt angelegt werden (vgl. *Microcebus*, *Cavia*, *Felis*, *Dasypus*, u. a.), welcher Zustand, wie weiter unten ausgeführt werden soll, sich dann allerdings bald mehr oder weniger stark verwischt. Dass eine solche Stufe auch bei Säugetieren durchlaufen wird, ist deshalb von Bedeutung, weil sie so weitgehend mit gewissen Embryonalstadien der Amphibien übereinstimmt, dass man hier ohne weiteres von einem Amphibienstadium sprechen könnte.

Erst mit der Ausbildung der nächstfolgenden Stadien tritt nun bei den Säugetieren ein Vorgang in Erscheinung, der im allgemeinen typisch für diese Tetrapoden-Gruppe zu sein scheint: Während der Drehung des nunmehr freien Teils der Extremität von hinten nach vorn und einer gleichzeitigen Neigung der Paddel gegen die Bauchseite des Embryos macht sich eine frühzeitige Zusammendrängung der nunmehr zur Anlage gelangenden weiteren Radien bemerkbar. Diese wirkt sich derart aus, dass einerseits eine starke Anlehnung und selbst Verschmelzung der distalen Enden der Radien, speziell des zweiten und des dritten Stranges stattfindet, wodurch andererseits eine bogenförmige Anordnung der nachfolgenden Radien zustande kommt (vgl. Abb. 6). Dies gilt für die Vorderextremität in weit stärkerem Masse als für die hintere, die zwar auch die Drehung von hinten nach vorn mitmacht, aber nur bis zu einer Stellung ungefähr senkrecht zur Körperachse. (Die Neigung gegen die Bauchseite erfolgt bei ihr später.) Stets streng voneinander getrennt bleiben aber immer noch in diesen Stadien der erste und zweite Radius, in ihrem mittleren Teil meist auch der zweite und dritte. Ein typisches Säugetiermerkmal scheint damit besonders durch die oben erwähnte, bogenförmige Anlage der meist verschmolzenen Radien 3 und 4 gegeben zu sein (vgl. HOLMGREN, 1933), die speziell ausgeprägt in der Vorderextremität auftritt (vgl. *Homo*, *Hemicentetes*, *Erinaceus*, *Mus*, *Cavia*, *Dasypus*, *Felis*, *Sus*).

In der Hinterextremität kommt sie meist weniger deutlich zum Ausdruck. In diese Stadien fällt übrigens auch die erste Anlage der eigentlichen Finger- und Zehenstrahlen, wobei der vierte den übrigen jeweils vorauseilt, ein Merkmal, das wir bei Reptilien besonders stark ausgeprägt vorfinden (vgl. RABL, 1903, STEINER, 1934). Es ist dies hier speziell beachtenswert, weil doch im adulten Zustand bei allen Säugetieren dieses ursprüngliche Übergewicht des vierten Fingers über die anderen nicht mehr nachzuweisen ist.

Nach und nach beginnt nun die Umwandlung des verdichteten Mesenchyms, aus dem die Skelettanlage bisher bestand, in Vorknorpelgewebe, wobei auch gleichzeitig die ersten Gliederungen des Basalstranges und der Radien in die späteren Skelettelemente in Erscheinung treten. Eindeutig lässt sich nunmehr feststellen, dass aus dem Basalstrang Humerus (Femur) und Ulna (Fibula) hervorgehen und er sich über die Anlage des Ulnare (Fibulare) und Carpale (Tarsale) 4 wahrscheinlich in den vierten Fingerstrahl fortsetzt. Der erste Radius, der an der Gelenkstelle zwischen Humerus (Femur) und Ulna (Fibula) vom Basalstrang abzweigt, bildet zur Hauptsache den Radius (Tibia), weshalb er im folgenden als r a d i a l e r (tibialer) Strang bezeichnet wird. Sein in den Anfangsstadien stets freies Ende, das häufig sogar gegen den vorderen Rand der Extremität umgebogen ist, enthält die Anlagen von Radiale (Tibiale) und Praepollex (Praehallux). Es erscheint vollkommen eindeutig, dass dieser radiale Strang ursprünglich in keinerlei Zusammenhang mit dem ersten Fingerstrahl steht, wie heute noch so häufig angenommen wird. Im ersten Fingerstrahl endigt im Gegenteil der zweite Radius, der vom vorderen Ulna- (Fibula-) Ende ausgeht und als i n t e r m e d i a l e r Strang zu bezeichnen ist, da er zunächst im basalen Teil das Intermedium bildet. Im Anschluss an dieses taucht im intermedialen Strang die in der Hand häufig (vgl. *Homo*, *Hemicentetes*, *Mus*, *Dasypus)*, im Fuss stets doppelte Anlage eines Elementes auf, welche ich übereinstimmend mit STEINER (1935) als das Centrale radiale (tibiale) proximale und distale bezeichne. (Im Fuss ist allerdings das Ce ti pr meist schon in der Anlage mit dem Intermedium zum späteren Astragalus verschmolzen.) Ihm folgt dann die Anlage des Carpale (Tarsale) 1 und der Elemente des ersten Fingers (Zehe). Der dritte Radius beginnt in der Region der Ulnare- (Fibulare-) Anlage und lässt sich oft noch in einem deutlichen Gewebestrang

bis in den zweiten Finger hinein verfolgen (vgl. *Homo*, *Hemicentetes*, *Cavia*, *Bos*, *Didelphis*). In ihm sind neben dem Carpale (Tarsale) 2 ursprünglich wiederum die Anlagen zweier Centralia enthalten, die aber getrennt nur noch selten und dann meist nur in der Vorderextremität *(Hemicentetes*, *Mus*, *Molossus)* nachzuweisen sind. Es handelt sich bei ihnen um die Centralia ulnaria (fibularia) proximale und distale. In den Fällen, da beide Elemente in Erscheinung treten, macht eines derselben stets einen sehr stark rudimentären Eindruck. Im Gegensatz zur radialen (tibialen) Centralia-Reihe, wo offenbar die Verschmelzung beider Centralia mit benachbarten Elementen infolge einer stärkeren funktionellen Beanspruchung erfolgt, hat man bei den Centralia ulnaria (fibularia) den Eindruck, dass sie in einem Gebiet des Basipodiums liegen, in welchem regressive Umbildungen stattfinden (Auswirkung der Zusammendrängung der mittleren Elemente im Basipodium der Säugetiere !). Der vierte Radius ist in diesen Stadien meist mit dem dritten vereinigt; recht deutlich getrennt fand ich ihn jedoch noch in den Vorderextremitäten von *Cavia* (Abb. 24) und *Bos* (Abb. 31). Er zieht dann von der Anlage des Carpale 4 über das Carpale 3 in den dritten Fingerstrahl. Zu erwähnen ist noch, dass sich auf der ulnaren (fibularen) Seite der Skelettanlage, oberhalb der Anlage des Ulnare (Fibulare), der fünfte Finger- (Zehen-) Strahl anschliesst und dass die Anlage eines Pisiforme regelmässig neben der Übergangsstelle von der Ulna (Fibula) zum Ulnare (Fibulare), später mehr und mehr ventralwärts verschoben, in Erscheinung tritt. Die Anlage eines Postminimus konnte mit Sicherheit nur in der Hand von *Homo* (Abb. 7) gefunden werden. Andeutungen eines solchen sind aber auch vorhanden in der Vorderextremität von *Microcebus* und *Cavia*.

Mit der Umwandlung des Vorknorpels in Knorpelgewebe zeigt sich im folgenden mehr und mehr die endgültige Zusammensetzung der Extremitäten. Die Vorderextremität führt in diesen Stadien nun auch eine weitere Drehung durch in der Form, dass der bisher cranialwärts gerichtete, radiale Rand der Handplatte sich immer stärker gegen die bauchständige Medianlinie des Embryos neigt, während die ulnare Randpartie sich vom Rumpfe abwendet. Es kommt dadurch zu der für die Mammalier so typischen Pronationsstellung der Vorderextremität. Wenn auch der Aufbau der Hinterextremität demjenigen der vorderen weitgehend homodynam zu

sein scheint, so zeigen sich nun doch in Lage und Form der Elemente des Basipodiums beider deutliche Unterschiede, indem die Carpalelemente meist in weit stärkerem Masse zwischen Zeugo- und Metapodium zusammengeschoben erscheinen als die Elemente des Tarsus. Oben wurde bereits darauf aufmerksam gemacht, dass diese in Vorder- und Hinterextremität verschieden starke Zusammenschiebung als charakteristisches Merkmal der Anlage der Säugetier-Gliedmasse schon frühzeitig in Erscheinung tritt. Im allgemeinen ist sie aber in beiden Extremitäten an der radialen (tibialen) Seite bedeutend ausgesprochener als an der ulnaren (fibularen). Um für diese Erscheinung eine Deutung zu finden, wollen wir uns kurz vergegenwärtigen, welchen Abänderungen die Lokomotion im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der Land-Tetrapoden wahrscheinlich unterworfen worden ist. Mit diesen Problemen beschäftigten sich eingehender Abel (1912, 1919) und Böker (1922, 1926), deren Ausführungen ich hier z. T. folge. War die Fortbewegung der primitiven Tetrapoden (Stegocephalen, Urodelen) noch ein „Schiebkriechen“ oder „Stemmkriechen“, d.h. die noch seitlich am Rumpf angebrachten Extremitäten schoben und stemmten den mit der Bauchseite aufliegenden Körper vorwärts, so gingen die Reptilien bereits zum „Schreitkriechen“ über, d. h. der Körper wurde soweit aufgerichtet, dass er den Boden kaum noch berührte. Dies wurde erreicht durch eine Verschiebung und stärkere Winkelung der Extremitäten, so dass sie dem Schwerpunkt des Körpers genähert wurden und sich allmählich unter den Rumpf schoben. Diese Entwicklung nahm ihren Fortgang bei den Säugetieren, wobei das Autopodium der Extremitäten, das ursprünglich mehr oder weniger winklig von der Körperachse seitlich abgewendet war, sich unter die Körperachse und parallel zu ihr einstellte. In der sich immer mehr verstärkenden Aufrichtung des Rumpfes vom Boden, die eine immer stärkere Abknickung der Extremitäten im Bereiche ihrer Gelenke, speziell des Basipodiums, zur Folge hatte (der plantigrade Gang wird allgemein als der primäre angesehen, vgl. Abel, Böker, u. a.) muss wohl der Hauptgrund für die Zusammenschiebung der Carpal- und, etwas weniger stark ausgeprägt, der Tarsalelemente gesucht werden, da die gesamte Last des Körpers nunmehr in der Hauptsache auf diesem Teile der Extremitäten ruhte. Ferner geht aus der Lokomotionsart plantigrader Säugetiere hervor, dass

im allgemeinen der Vorderextremität eine mehr stützende, der hinteren eine mehr schiebende Funktion zukommt, was wohl der Grund des verschiedenen Grades der Zusammenschiebung bei Vorder- und Hinterextremität ist. Dass die Zusammenschiebung innerhalb der Hand- oder Fusswurzel selbst aber verschieden stark ausgebildet erscheint, nämlich an der radialen (tibialen) Seite stärker als an der ulnaren (fibularen), findet seine Erklärung darin, dass der stärkste Druck naturgemäss auf den dem Schwerpunkt am nächsten liegenden, medialen Teile des Basipodiums ausgeübt wird.

Anschliessend möchte ich noch versuchen, im Zusammenhang mit der endgültigen Zusammensetzung des Extremitätenskelettes der einzelnen Säugetier-Gruppen einige Detailfragen zu klären. Da ist einmal die Frage nach dem echten Radiale (Tibiale) und Praepollex (Praehallux), welche Elemente obigen Ausführungen zufolge dem radialen (tibialen) Strang angehören müssen. Die allgemeine Ansicht, der man bis heute noch in den meisten Lehrbüchern begegnet, nämlich in dem als Scaphoid oder Naviculare bezeichneten Element zwischen Intermedium und Carpale 1 das Radiale zu sehen, muss endgültig zurückgewiesen werden, wie dies schon Baur (1892) tat. Das echte Radiale tritt nach meinen Befunden an Säugetierembryonen allerdings als selbständiges Element nirgends mehr in Erscheinung (nach Emery, 1897 und 1901, soll es zwar bei Marsupialiern und Monotremen noch als accessorischer Randknorpel vorhanden sein); doch konnte ich seine Anlage einwandfrei bei *Hemicentetes* nachweisen (Abb. 18). Hier läuft das radialwärts stark hinausgezogene Ende des Radius in ein deutlich abgesetztes, kleines und rundliches Element mit eigenem Knorpelzentrum aus, dem sich in gerader Richtung dann auch der Praepollex anschliesst. Diese besondere Form des Radius-Kopfes, wenn auch ohne eigenes Knorpelzentrum, begegnet uns immer wieder in mehr oder weniger starkem Masse *(Microcebus*, *Cavia*, *Dasypus*, *Bos*, *Didelphis)*, so dass nicht daran zu zweifeln ist, dass das echte Radiale in ihm aufgeht. Dafür spricht auch die Lage des fast stets, wenigstens in der Anlage, vorhandenen Praepollex, der seitlich neben dem Scaphoid, häufig etwas gegen die Handfläche verschoben, in Erscheinung tritt und mit seiner Längsachse immer auf die fragliche Ecke des Radius-Kopfes hinweist. In späten Stadien steht er oft in mehr oder weniger enger Beziehung zum Carpale 1,

mit dem er auch verschmelzen kann (z. B. bei *Didelphis*). In ähnlicher Weise verhält sich auch das echte Tibiale, und da auch die äussere Ecke des Tibia-Endes oft stark gegen den Rand der Extremität hervorspringt, wird man in diesem Vorsprung die Anlage des eigentlichen Tibiale zu suchen haben. In einzelnen Fällen tritt dieses Element im Tarsus aber noch selbständig auf, so bei Monotremen und Marsupialiern (Emery, 1897, 1901), bei *Hyrax* (Fischer, 1903) und bei Nagern (Baur, 1885, Schmalhausen, 1908, Holmgren, 1933). Ich konnte es deutlich feststellen bei *Mus* (Abb. 22) und *Didelphis* (Abb. 35), wo es seitlich neben dem Ende des Astragalus auftaucht. Der Praehallux scheint weniger häufig nachgewiesen werden zu können als der Praepollex: immerhin konnte ich seine selbständige Anlage feststellen bei *Hemicentetes*, *Mus* und besonders stark ausgeprägt bei *Didelphis* (Abb. 36).

Von den dem intermedialen Strang angehörigen Elementen lässt sich in der Hand die Anlage des Intermedium (auch Lunatum genannt) in den meisten Fällen deutlich erkennen, und häufig bleibt es auch später noch als selbständiges Element bestehen (vgl. *Microcebus*, *Homo*, *Hemicentetes*, *Dasypus*, *Didelphis* u. a.). Ist dies nicht der Fall, so verschmilzt es mit dem benachbarten Scaphoid. Letzteres ist von jeher ein recht umstrittenes Element gewesen. Wie ich schon erwähnte, wird es heute noch von vielen Autoren als Radiale bezeichnet. Allein schon Baur (1892) erkannte, dass es sich hier um ein Centrale handeln muss, welcher Ansicht sich bald darauf Emery (1897) anschloss. Entsprechend der hier gegebenen Deutung des Aufbaus der Extremität kann dieses Element keinesfalls das eigentliche Radiale sein, sondern nur ein Centrale radiale. Nach dem, was über den primitiven Carpus der Tetrapoden schon erwähnt wurde (vgl. Steiner, 1935), vor allem, dass ursprünglich je zwei Centralia radialia und Centralia ulnaria vorhanden gewesen sind, ist es von grösstem Interesse, dass in meinen Präparaten vielfach in einwandfreier Weise im Scaphoid zwei Zentren nachgewiesen werden konnten, welche dem Centrale radiale proximale und distale entsprechen müssen (vgl. *Hemicentetes*, *Mus*, weniger deutlich *Homo*, *Dasypus*). Das Scaphoid des Säugetier-Carpus ist auf jeden Fall als ein Centrale radiale zu homologisieren, hervorgegangen aus der Verschmelzung der ursprünglichen zwei Centralia radialia. Eine mehr oder weniger

enge Verbindung geht es später ausser mit dem Intermedium (Scapholunatum) häufig auch mit den dem dritten Radius zugehörigen Elementen, die zwischen Ulnare und Carpale 2 liegen, ein. Es sind dies die oben erwähnten beiden Centralia ulnaria, das distale und das proximale. Dass auch diese beide noch selbständig, wenn auch recht selten, zur Anlage gelangen können, ist wohl als das altertümlichste Merkmal zu bewerten, das heute noch während der Ontogenese im Säugetier-Carpus auftritt. Dieser Nachweis gelang mir bei *Hemicentetes* (Abb. 18), *Mus* (Abb. 21) und bei *Molossus*, wo allerdings das Ce u di eng mit dem Scaphoid verschmolzen ist. Es stellt sich hier ferner die Frage, welches der beiden ulnaren Centralia dasjenige ist, das häufig auch im adulten Zustand bestehen bleibt, wo es bisher allgemein als das kanonische „Centrale" bezeichnet wurde. (Als solches ist es schon seit langem bekannt, z.B. bei vielen Primaten, Insectivoren, Rodentiern u.a.m.). Aus meinen Befunden scheint hervorzugehen, dass es sich fast immer um das Ce u di handelt (einzige Ausnahme *Hemicentetes*), während das Ce u pr entweder mit ersterem verschmilzt oder überhaupt nicht mehr angelegt wird, was dann aus einem grossen, freien Raum zwischen Ulnare und Ce u di zu schliessen ist (vgl. das S. 80, 89, 91 Gesagte).

Zusammenfassend ergibt sich aus dem eben Ausgeführten, dass in einzelnen Fällen tatsächlich die Anlagen von vier Centralia bei den Säugetieren festzustellen sind. Damit ergibt sich eine geradezu erstaunliche Übereinstimmung der Skelettanlage der Mammalier-Extremität mit dem Skelettaufbau primitivster ausgestorbener (z.B. *Eryops* vgl. Gregory, Noble und Miner, 1923; *Trematops* vgl. Williston, 1909) und rezenter (z. B. *Ranidens sibiricus* vgl. Schmalhausen, 1917) Tetrapoden, wobei wir allerdings hier von den Abweichungen in der Interpretation der einzelnen Elemente bei den verschiedenen Autoren absehen wollen.

Die Verhältnisse des Intermedium und der Centralia im Fusse erscheinen auf den ersten Blick gegenüber der Hand recht verschieden. Doch zeigt es sich, dass auch hier die gleichen Grundzüge der Anlage, also eine weitgehende Homodynamie, vorhanden sind. Recht interessant gestalten sich in dieser Beziehung die Verhältnisse am vorderen Rand des Tarsus verglichen mit jenen im Carpus, d. h. Astragalus verglichen mit Scaphoid. Der Astragalus des Säugertarsus wird in der Hauptsache vom Intermedium gebildet,

das nie mehr als selbständiges Element auftritt. (Eine ganze Anzahl von Autoren sah allerdings den Astragalus für das eigentliche Intermedium an, so u.a. BAUR, LEBOUCQ, EMERY); immer ist ausser ihm aber noch ein weiteres Element an seinem Aufbau beteiligt. Diese Tatsache wird von vielen Autoren bestätigt, wenn auch die Ansichten über die Natur dieses zweiten Elementes recht geteilt sind. GEGENBAUR (1898) sah in ihm das Tibiale, desgleichen BRAUS (1906), WEBER (1922) u. a. Dagegen halten es andere Autoren für ein Centrale (EMERY 1901, SCHMALHAUSEN 1908, HOLMGREN 1933), welcher Auffassung auch ich mich anschliesse, und zwar handelt es sich, genauer gesagt, um das Centrale tibiale proximale. Am einwandfreiesten konnte ich die doppelte Anlage des Astragalus bei *Didelphis* feststellen (Abb. 35), und in fast allen von mir untersuchten Tarsi scheint mir die allgemeine Konfiguration des Astragalus immer wieder auf diese Doppelnatur hinzuweisen (vgl. *Microcebus*, *Hemicentetes*, *Mus*). Es fragt sich nun, da im Astragalus im Gegensatz zum Scaphoid der Hand nur das proximale tibiale Centralelement enthalten ist, während dieses beide radialen Centralelemente, das proximale und das distale, in sich aufgenommen hat, was im Tarsus aus dem distalen tibialen Centrale geworden ist. Es wird schon längere Zeit als erwiesen angesehen, dass das Naviculare tarsi ursprünglich aus zwei Elementen gebildet wird (RAMBAUD et RENAULT, 1864, v. BARDELEBEN, 1885, EMERY, 1897, DOLLO, 1929, HOLMGREN, 1933), was auch in den vorliegenden Untersuchungen festgestellt werden konnte. Und es zeigt sich nun einwandfrei, dass, im Gegensatz zum Carpus, im Tarsus nur die beiden distalen Centralia (Ce ti di und Ce fi di) zu diesem Element verschmelzen.

Bei einem Versuche, die im Carpus und Tarsus einander homodynamen Elemente zu bestimmen, müssten wir also zum Schlusse gelangen, dass das sog. „Centrale“ der Hand dem Naviculare im Fusse entspricht, aber nur teilweise, denn in ersterem ist nur das Ce u di vorhanden, in letzterem aber ausser dem Ce fi di auch das Ce ti di. Homodynam wären ferner teilweise das Scaphoid der Hand und der Astragalus; aber ersteres enthält die beiden radialen Centralia, letzterer nur das proximale Ce ti und ausserdem das Intermedium. Recht interessant sind daher in diesem Zusammenhang jene Fälle eines „Scapholunatum“ (z.B. bei Carnivoren), wo auch im Carpus zwischen den zum Astragalus homodynamen

Elementen (Ce r pr und Intermedium) eine Verschmelzung eingeleitet wird.

Ähnlich wie in der Hand muss auch im Fuss ferner die Frage nach dem vierten Centrale, dem Ce fi pr, gestellt werden. Die Anlage eines solchen konnte bei *Didelphis* (Abb. 35) in der an Fibulare, Tarsale 4 und Ce fi di anstossenden Ecke des Astragalus, die ein eigenes Knorpelzentrum darstellt, wahrscheinlich gemacht werden. Meistens scheint aber dieses Element, gleich wie im Carpus, auch im Tarsus ganz zu verschwinden oder überhaupt nicht angelegt zu werden; höchstens ist noch ein vorübergehendes Auftauchen einer Mesenchymverdichtung im Hohlraum zwischen Astragalus und Calcaneus (bei *Mus*, Abb. 22) oder ein grösserer, freier Raum an entsprechender Stelle (bei *Microcebus*, Abb. 14, und *Dasypus*, Abb. 30) zu sehen.

Die in den vorhergehenden Abschnitten schon mehrfach erwähnte, für die Säugetierextremität so charakteristische Zusammenschiebung der Basipodium-Elemente führt nun im Laufe der späteren Entwicklung noch zu einer sehr typischen Bildung in der Region, wo sich diese Zusammendrängung offenbar am stärksten auswirkt, nämlich dort, wo der dritte Radius an den zweiten, intermedialen distalwärts herangedrängt wird. Es ist dies die Stelle, wo das Carpale 1 (resp. Tarsale 1) zur Ausbildung gelangt und der intermediale Strang in den ersten Finger (Zehe) ausläuft. In vielen Fällen liess sich nun speziell im Carpus feststellen, dass das Carpale 1 aus der ursprünglichen Reihe der Carpalia unter das Carpale 2 verschoben worden ist und nunmehr zwischen diesem und dem Ce r di als ein länglich plattgedrücktes Element zur Anlage kommt (vgl. *Didelphis*, *Citellus*, *Microcebus*, *Homo*). Im Fusse lässt sich diese Verlagerung nicht nachweisen, weil, wie ja schon erwähnt wurde, hier die Zusammenschiebung der Elemente nicht so ausgeprägt ist wie im Carpus.

Von dieser Entwicklungsstufe an lässt sich aber sowohl in der Hand als auch im Fusse des Säugetiers etwas Neues beobachten, nämlich eine ausgesprochene Oppositionsstellung von Daumen und grosser Zehe zu den übrigen Extremitätenstrahlen. Es wurde in Tabelle 2 versucht, durch direkte Messung der von den einzelnen Strahlen eingeschlossenen Winkel diese Abduktion des ersten Strahles auch zahlenmässig zum Ausdruck zu bringen. Wie aus diesen Zahlen und aus der direkten Beobachtung der Präparate

hervorgeht, kann bei allen Säugetieren, ohne Ausnahme, diese Oppositionsstellung angetroffen werden, die mir ein primäres und für die Säugetiere charakteristisches Merkmal zu sein scheint. Auffällig ist hierbei, dass in der Hinterextremität diese Abduktion oft viel deutlicher zur Ausbildung gelangt als in der vorderen (vgl. *Didelphis*, *Microcebus*, *Homo*, u.a.). Diese spezielle Ausbildung des Säugetier-Autopodiums hat zu einer ebenfalls recht charakteristischen Eigentümlichkeit geführt: Es ist bei allen Säugetieren das Carpale 1 resp. Tarsale 1 zu einem länglichen Element umgewandelt worden, das an seinem nun aus der Reihe der Carpalia und Tarsalia hervorragenden, distalen Ende den freibeweglichen ersten Finger- resp. Zehenstrahl trägt. Sehr oft führt diese typische Konfiguration des Carpale resp. Tarsale 1 sogar zur Ausbildung eines Gelenkes mit dem Metacarpale resp. Metatarsale II.

Diese für die Säugetiere sehr charakteristischen Verhältnisse der Opposition des ersten Finger- und Zehenstrahles lassen sich wohl kaum anders erklären, als dass bei allen Säugetieren embryonal eine typische Greifhand und ein typischer Greiffuss zur Anlage gelangen. Greifhände und Greiffüsse weisen jedoch stets auf eine arboricole Lebensweise hin, so dass in diesen Befunden die schon oftmals von verschiedenen Autoren laut gewordene Ansicht einer arboricolen Lebensweise der Vorfahren der Mammalier bestätigt wird. Ich möchte hier vor allem verweisen auf Abel (1912), der, ausgehend von *Homo* und den Beuteltieren, unter anderem in der Opponierbarkeit von Pollex und Hallux einen Beweis für ihre ursprüngliche Arboricolie sieht, ferner auf Weidenreich (1921), der, ebenfalls vom Menschenfuss ausgehend, aus den Extremitäten aller Säugetiere auf ursprüngliche Kletterform derselben schliesst, und endlich auf Böker (1926), der gleichfalls die Säugetiere von „primären Klettertieren" ableitet. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, dass die Abstammung der Marsupialier von arboricolen Vorfahren schon seit langem allgemein anerkannt worden ist (Huxley, Dollo, Gregory, Vogt, Weber, u. a.) und dass die neueren Untersuchungen des menschlichen Fusses von Straus (1927) und Frechkop (1936) zu der Erkenntnis führten, dass auch die Vorfahren der Anthropoiden incl. *Homo* primär arboricol gewesen sein müssen (vgl. Abb. 8 von *Homo*, wo die Opposition der ersten Zehe in stärkstem Masse sichtbar ist).

Zur Gestaltung der übrigen Carpalia und Tarsalia ist vielleicht

noch erwähnenswert, dass auch Carpale (Tarsale) 2 bei allen Säugetieren eine sehr einheitliche Ausbildung erfährt. Es ist im Vergleich zu den übrigen Basalelementen auffällig klein, was wahrscheinlich auch mit der Anlage der Greifextremitäten in Zusammenhang steht. Denn mit dem Zustandekommen der oben erwähnten Gelenkverbindung zwischen Carpale resp. Tarsale 1 und Metacarpale resp. Metatarsale II ist die funktionelle Bedeutung dieses Elementes geschwächt worden. Das Carpale und Tarsale 3 treten im allgemeinen bei allen Formen ebenfalls in gleicher Gestalt auf. Das Carpale 3 erscheint meist in einer gegen das Zentrum des Carpus zu in die Länge gezogenen Form, wobei dieses zentrale Ende oft knopfartig verdickt ist, was dem Element den Namen „Capitatum" einbrachte. Einige Autoren (v. Bardeleben, Emery, Dollo) sehen in dieser Verdickung die ursprüngliche Anlage eines Centrale. Ich konnte aber darin nirgends ein eigenes Knorpelzentrum finden, so dass ich diese Fortsatzbildung eher als eine Neuerwerbung anzusehen geneigt bin.

Besondere Verhältnisse finden wir wieder beim Carpale resp. Tarsale 4, das allgemein als mit dem Carpale resp. Tarsale 5 verschmolzen gedeutet wird. Fünf getrennte Carpalia fand Kükenthal (1889, 1893) bei Walen und konnte dort auch eine Verschmelzung von Carpale 4 und 5 nachweisen, Verhältnisse, die aber für diese einseitig an das Leben im Wasser angepassten Säugetierformen kaum als ursprünglich gewertet werden können (sekundäre Vermehrung der Autopodium-Elemente). Dagegen beschreibt erstmals Emery (1897) bei Marsupialiern ein selbständiges Tarsale 5, welchen Befund ich bei *Didelphis* (Abb. 35) bestätigen konnte. Das fragliche Element erscheint dort als rudimentärer, rundlicher Knorpel seitlich neben dem weit grösseren Tarsale 4 und steht mit dem Metatarsale V nur in schwacher Berührung, da dieses sich schon vollkommen an das Tarsale 4 anlehnt. Von einer Verschmelzung des Tarsale 5 mit dem Tarsale 4 konnte ich in dem mir zur Verfügung stehenden Stadium nichts bemerken. Aus den Verhältnissen bei allen anderen Säugetieren möchte ich dagegen eher auf eine zunehmende Reduktion mit anschliessendem vollständigen Schwund des Tarsale 5 und entsprechend wohl auch des Carpale 5 schliessen, als auf eine Verschmelzung desselben mit Tarsale resp. Carpale 4. Bei keinem anderen Säugetier-Embryo nämlich konnte ich eine doppelte Anlage des Hamatum (Carpale 4)

oder Cuboid (Tarsale 4) feststellen. Eine ähnliche Ansicht vertrat auch LEBOUCQ (1884).

Dagegen liegen interessante Verhältnisse schliesslich noch in bezug auf das Ulnare und den fünften Fingerstrahl vor: In vielen Fällen scheint nämlich in frühen Knorpelstadien der fünfte Fingerstrahl von der Anlage des Ulnare auszugehen (vgl. *Didelphis*, *Citellus*, *Dasypus*, *Homo*), welcher Zustand sich unter Umständen auch bis in spätere Knorpelstadien erhält (vgl. *Hemicentetes* Abb. 18, *Leucodon*, *Mus* Abb. 21, *Sciurus* Abb. 23, *Felis* Abb. 27, *Dasypus* Abb. 29). Erst in adulten Stadien gelenkt das Metacarpale V nur noch mit dem Carpale 4. Im Tarsus liessen sich entsprechende Beziehungen weit seltener nachweisen (nur angedeutet in jungen Stadien von *Microcebus*, *Hemicentetes* und *Dasypus*). FISCHER (1903), der diese besonderen Verhältnisse ebenfalls im Carpus von

TABELLE 1.

Identifizierung der Carpal- und Tarsalelemente im Basipodium der Säugetiere.

Vorderextremität.	Homodynam		*Hinterextremität.*
Humerus	H	F	Femur
Radius + echtes Radiale	R + r	Ti + ti	Tibia + echtes Tibiale
Praepollex	Pp	Ph	Praehallux
Ulna	U	Fi	Fibula
Intermedium (Lunatum)	I	I + Ce ti pr	Astragalus
Scaphoid (Radiale auct.)	Ce r pr + Ce r di		
		Ce ti di + Ce fi di	Naviculare tarsi
Centrale auctorum	Ce u di		
reduziert	Ce u pr	Ce fi pr	reduziert (mit Astragalus verschmolzen, *Didelphis*)
Ulnare (Triquetrum)	u	fi + Pi	Calcaneus
Pisiforme	Pi		
Carpale 1 (Trapezium)	ca_1	ta_1	Tarsale 1 (Cuneiforme 1)
Carpale 2 (Trapezoid)	ca_2	ta_2	Tarsale 2 (Cuneiforme 2)
Carpale 3 (Capitatum)	ca_3	ta_3	Tarsale 3 (Cuneiforme 3)
Carpale 4 (Hamatum)	ca_4	ta_4	Tarsale 4 (Cuboid)
reduziert	ca_5	ta_5	Rudiment *(Didelphis)*

Bezüglich der Abkürzungen vgl. das Verzeichnis auf Seite 125.

Hyrax-Embryonen feststellte, spricht die Vermutung aus, „dass man das Carpale 5 vielleicht nicht im Hamatum sondern im Ulnare zu suchen habe" und verweist dann auf KÜKENTHAL (1893), der diesen Nachweis bei *Beluga*-Embryonen erbrachte. Die Befunde an Waltieren können aber, wie schon erwähnt, nicht als ursprünglich gewertet werden; ausserdem spricht auch das fast gänzliche Fehlen dieser Erscheinung im Tarsus stark gegen diese Deutung. Der enge Zusammenhang speziell des fünften Fingerstrahles mit dem Ulnare lässt sich viel eher mit dem totalen Verschwinden des Carpale 5 erklären, wobei das Metacarpale V ganz automatisch eine Anlehnung an das zunächst darunterliegende Element, das Ulnare, fand. Diese Anlehnung erfolgte offenbar infolge der nun mehrmals erwähnten stärkeren Zusammenschiebung der Elemente im Carpus in weit ausgesprochenerem Masse als im Tarsus.

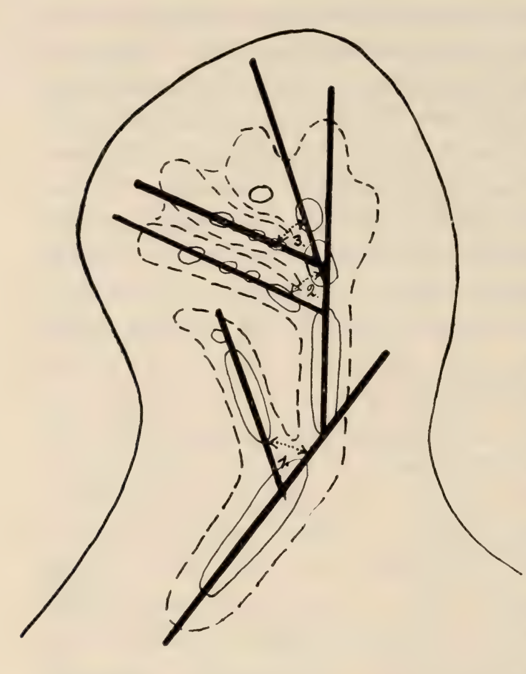


ABB. 37.

Erklärung: Die Abgangswinkel der Seitenradien vom Basalstrang werden eingefasst von den Mittellinien einerseits durch den Seitenradius, andererseits durch jenen Abschnitt des Basalstranges, von dessen Ende der Seitenradius abzweigt. Nr. 1 stellt den Winkel zwischen Basalstrang und erstem Radius dar, Nr. 2 jenen zwischen Basalstrang und zweitem Radius und Nr. 3 zwischen Basalstrang und drittem Radius.

Zum Schluss sei noch auf die Ausgestaltung des Pisiforme hingewiesen. GEGENBAUR's Ansicht, dass es sich bei diesem Element um ein Sesambein handelt, schlossen sich sehr viele Autoren an (vgl. die einlässlichen Diskussionen über dieses Element bei BRAUS, 1906, und SIEGLBAUER, 1931). Ohne hier auf Einzelheiten eingehen zu können, scheint mir aber entschieden das regelmässige Auftreten dieses Elementes bei allen Tetrapoden, einschliesslich der Säugetiere, gegen diese Auffassung zu sprechen. Bei allen Säugetieren erscheint

Tabelle 2.

Winkelmessungen zwischen Basalstrang und Seitenradien (vgl. Abb. 37) *und zwischen den einzelnen Finger- und Zehenstrahlen.*

Art: Grösse, Stadium, Extremität	Winkel zwischen						
	Basalstrang und			den Fingern (Zehen)			
	1. Radius	2. Radius	3. Radius	I und II	II und III	III und IV	IV und V
Homo							
15 mm C V.E.	40°	62°	58°	55°	27°	17°	12°
15 mm C H.E.	10°	50°	70°	72°	12°	10°	32°
Microcebus							
7,8 mm B V.E.	68°	56°	(55°)	67°	36°	29°	40°
7,8 mm B H.E.	60°	55°	55°	—	—	16°	(36°)
10,2 mm C V.E.	60°	52°	50°	40°	26°	24°	40°
10,2 mm C H.E.	30°	48°	62°	55°	28°	25°	32°
11 mm D V.E.	—	—	—	36°	28°	20°	32°
11 mm D H.E.	—	—	—	56°	20°	28°	27°
Hemicentetes							
10 mm B V.E.	70°	60°	56°	45°	26°	22°	24°
10 mm B H.E.	68°	50°	(45°)	49°	23°	12°	22°
Mus							
6,2 mm B V.E.	70°	65°	55°	78°	19°	14°	24°
6,2 mm B H.E.	(65°)	(60°)	—	(79°)	12°	13°	27°
Citellus							
10,5 mm C V.E.	70°	70°	—	44°	19°	15°	18°
10,5 mm C H.E.	(20°)	55°	—	52°	12°	17°	18°
Cavia							
6,3 mm A V.E.	82°	—	—	—	—	—	—
9,2 mm A V.E.	68°	—	—	—	—	—	—
11 mm B V.E.	65°	60°	55°	—	52°	21°	—
11 mm B H.E.	(55°)	(50°)	(55°)	—	—	(26°)	—
13,5 mm C V.E.	55°	60°	60°	62°	22°	22°	26°
13,5 mm C H.E.	25°	50°	55°	(62°)	35°	14°	30°
Felis							
9,1 mm B V.E.	65°	60°	(67°)	56°	34°	20°	50°
9,1 mm B H.E.	66°	60°	(50°)	—	—	20°	15°
Dasypus							
8,2 mm A V.E.	61°	—	—	—	—	—	—
10 mm B V.E.	60°	60°	(60°)	(53°)	38°	33°	(41°)
10 mm B H.E.	75°	60°	(55°)	(50°)	(20°)	(18°)	—
12 mm C-D V.E.	38°	65°	(60°)	56°	18°	32°	36°
12 mm C-D H.E.	(20°)	55°	(50°)	60°	26°	20°	29°
Molossus							
8 mm C V.E.	(60°)	(60°)	—	52°	20°	23°	38°
8 mm C H.E.	(20°)	50°	(55°)	41°	30°	29°	27°
9 mm D V.E.	—	—	—	60°	28°	41°	45°
9 mm D H.E.	—	—	—	28°	24°	22°	25°
Bos							
23 mm C V.E.	50°	60°	55°	(30°)	48°	28°	45°
Didelphis							
7 mm C V.E.	65°	60°	(55°)	35°	30°	25°	25°
11 mm C-D H.E.	—	—	—	30°	6°	6°	6°

A = sehr junges Stadium.
B = junges Stadium.
C = mittleres Stadium.
D = älteres Stadium.

( ) = Winkel schwer feststellbar oder rudimentäre Anlagen.

Bezüglich der gemessenen Winkel vgl. Abb. 37.

seine Anlage schon früh, meist gleichzeitig mit dem Auftreten des Ulnare (Fibulare), seitlich neben dem Übergang der Ulna (Fibula) in die Ulnare- (Fibulare-) Anlage, wobei es sich häufig sogar von der Seite her zwischen diese beiden Elemente hineinschiebt. Mit der weiteren Entwicklung wird das Pisiforme dann mehr oder weniger stark gegen die palmare resp. plantare Seite hinausgedrängt, wobei sich im Fuss bereits die enge Verbindung mit dem Fibulare bemerkbar macht. Aus dieser Anlageform des Pisiforme geht hervor, dass es ein echtes Element des Basipodium darstellt, was noch besonders aus den Verhältnissen im Fuss hervorgeht. Hier entspricht nämlich das Pisiforme ganz zweifellos dem Fersenhöcker des Calcaneus (vgl. Dollo 1929), dessen übriger Teil durch das Fibulare gebildet wird. Frühere Autoren (z.B. Baur 1885, Braus 1906) sahen im Calcaneus nur das Fibulare, wogegen v. Bardeleben (1885) den Calcaneus als Ganzes für das Pisiforme hielt. Jedoch erwähnt letzterer schon eine mögliche Zweiteilung dieses Elementes, worauf auch Leboucq hinweist. Andeutungsweise wurde auch in den vorliegenden Untersuchungen eine solche doppelte Anlage gefunden, so bei *Didelphis* (Abb. 35) und *Microcebus* (Abb. 14).

Zusammenfassend lassen sich aus allen Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung in der Säugetiergliedmasse die einzelnen Carpal- und Tarsalelemente wie auf Tabelle 1, Seite 119, angegeben identifizieren.

V. ÜBERSICHT ÜBER DIE WICHTIGSTEN ERGEBNISSE

Die vorliegenden Untersuchungen stellten sich zur Aufgabe, die embryonale Entwicklung des Gliedmassenskelettes der Säugetiere einer neuerlichen Untersuchung zu unterziehen mit besonderer Berücksichtigung der bisher unbekannten allerfrühesten Stadien. Hierbei ergaben sich folgende Resultate:

1. Die früheste Anlage des Gliedmassenskelettes erfolgt in Form einer horizontalen, parallel zur Körperachse gelegenen, länglichen Mesenchymverdichtung, der Basalplatte, deren segmentaler Aufbau aus ihrer Ausdehnung über eine grössere Anzahl von Myotomen, aus der metameren Anordnung der Spinal-

nerveneintritte, den in regelmässigen Abständen hintereinandergelegenen Gefässlöchern und der aufeinanderfolgenden Anlage der Seitenradien hervorgeht.

2. Die Basalplatte verwandelt sich in einen B a s a l s t r a n g, aus dessen mittlerem Teil der erste Radius in annähernd rechtem Winkel auswächst und damit mit dem Basalstrang eine Gabel bildet (G a b e l s t a d i u m).

3. Die Zahl der Radien nimmt von vorn nach hinten zu; der zweite, intermediale, wird noch sehr deutlich angelegt, während die folgenden immer mehr nur andeutungsweise als Radien zu erkennen sind. Hierbei werden die zuletzt angelegten zusammengedrängt und erscheinen in bogenförmiger Anordnung, was ein typisches Säugetier-Merkmal ist.

4. Der erste Radius führt zur Bildung von Radius, Radiale und Praepollex, der zweite zu jener von Intermedium, den beiden Centralia radialia, Carpale 1 und erstem Finger, der dritte bildet die beiden Centralia ulnaria, Carpale 2 und den zweiten Finger, der vierte anscheinend nur Carpale 3 und den dritten Finger, während von den nächstfolgenden nicht mehr genau anzugeben ist, ob sie noch selbständige Radien-Anlagen darstellen, oder bereits zum Basalstrang gehören. Dieser selbst gliedert sich im basalen Abschnitt der Extremität deutlich in Humerus, Ulna, Ulnare und eventuell die nächstfolgenden Elemente des vierten oder fünften Fingers. (Entsprechendes gilt für die Radien und Elemente des Fusses.) Damit erfolgt die Aufteilung der Radien in die einzelnen Elemente in gleicher Weise, wie sie bereits für die Amphibien, Reptilien und Vögel nachgewiesen worden ist.

5. Es lassen sich insbesondere auch bei den Säugetieren sowohl im Carpus als auch im Tarsus die v i e r ursprünglichen Centralia der Tetrapoden nachweisen. Von diesen bilden im Carpus die zwei Centralia radialia (proximale und distale) das Scaphoid, während von den zwei Centralia ulnaria das proximale in der Regel vollständig reduziert wird, das distale (das Centrale auctorum) entweder selbständig bleibt oder ebenfalls mit dem Scaphoid verschmilzt. Im Fusse beteiligt sich das Ce ti pr am Aufbau des Astragalus, die beiden Centralia distalia (tibila und fibulare) setzen das Naviculare tarsi zusammen, während das Ce fi pr ebenfalls meist verschwindet.

Das Carpale 5 resp. Tarsale 5 wird sehr wahrscheinlich vollständig reduziert und ist nicht im Carpale 4 resp. Tarsale 4 (Hamatum resp. Cuboid) enthalten.

6. In den folgenden Stadien tritt als weiteres charakteristisches Merkmal der Anlage des Säugetier-Extremitätenskelettes eine starke disto-proximale Zusammenschiebung der Elemente des Basipodiums in Erscheinung, die in der Hand ausgeprägter ist als im Fusse (Übergang vom Schiebkriechen zum Schreiten).

7. Carpale 1 resp. Tarsale 1 besitzt frühzeitig eine typische, mehr oder weniger gestreckte Gestalt, wodurch die Basen von Metacarpale I resp. Metatarsale I aus der Reihe der übrigen hinausgeschoben werden und es sogar häufig zu einer Gelenkverbindung zwischen Carpale 1 resp. Tarsale 1 und Metacarpale II resp. Metatarsale II kommt. Gleichzeitig lässt sich eine deutlich opponierte Stellung der Anlage des Pollex resp. Hallux nachweisen. Beide Erscheinungen sind offenbar miteinander korreliert und lassen bei allen Säugetieren deutlich die Anlage von Greifhänden und Greiffüssen erkennen (ursprüngliche Arboricolie der Vorfahren der Säugetiere).

Für die Entwicklung der Tetrapoden-Extremität im allgemeinen ergeben die vorstehenden Resultate:

1. Das Extremitätenskelett der Tetrapoden entsteht aus einer seitlich am Körper und parallel zur Körperachse angelegten horizontalen, länglichen Platte, deren Aufbau offensichtlich metamer ist, wie aus der Anlage der Muskulatur, der Nerven, der Gefässe und der Seitenradien hervorgeht.

2. Sogar noch aus der Ontogenese des Extremitätenskelettes der Säugetiere kann geschlossen werden, dass die Tetrapoden-Extremität sich auf einen allen Tetrapoden gemeinsamen, uniserialen Ausgangstypus zurückführen lässt, der seinerseits die grösste Ähnlichkeit mit der stenobasalen Fischflosse der Crossopterygier aufweist.

VI. VERZEICHNIS DER IN TEXT UND FIGUREN ANGEWANDTEN ABKÜRZUNGEN

Abb.	=	Abbildung
Astr.	=	Astragalus
ca	=	Carpale
Calc.	=	Calcaneus
Cb	=	Cuboid
Ce	=	Centrale
Ce fi di	=	Centrale fibulare distale
Ce fi pr	=	Centrale fibulare proximale
Ce r di	=	Centrale radiale distale
Ce r pr	=	Centrale radiale proximale
Ce ti di	=	Centrale tibiale distale
Ce ti pr	=	Centrale tibiale proximale
Ce u di	=	Centrale ulnare distale
Ce u pr	=	Centrale ulnare proximale
F	=	Femur
F.i.	=	Foramen interosseum
Fi	=	Fibula
fi	=	Fibulare
H	=	Humerus
h.b.V.	=	hinterer buckelartiger Vorsprung
H.E.	=	hintere Extremität
I	=	Intermedium
Inc.	=	Incisur
N	=	Nerven
Nav.	=	Naviculare tarsi
N.-S.-L.	=	Nacken-Steiss-Länge
Pi	=	Pisiforme
Ph	=	Praehallux
Pm	=	Postminimus
Pp	=	Praepollex
R	=	Radius
r	=	Radiale
Sc.	=	Scaphoid
ta	=	Tarsale
Ti	=	Tibia
ti	=	Tibiale
U	=	Ulna
u	=	Ulnare
v.b.V.	=	vorderer buckelartiger Vorsprung
V.E.	=	vordere Extremität

VII. LITERATURVERZEICHNIS

1912. Abel, O., *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere.* Stuttgart.

1919. —— *Die Stämme der Wirbeltiere.* Berlin und Leipzig.

1883. Albrecht, P., *Das Os intermedium tarsi der Säugetiere.* Zool. Anz., VI.

1828-37. v. Baer, K. E., *Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere.* Königsberg.

1874. Balfour, F. M., *A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes.* Quart. J. Micr. Sc.

1883. v. Bardeleben, K., *Das Os intermedium tarsi der Säugetiere.* Zool. Anz., VI.

1885. —— *Zur Entwicklung der Fusswurzeln.* Sitzb. Jena Ges. Jena. Zeitschr., XIX, Heft 1.

1885. —— *Zur Morphologie des Hand- und Fusskelettes.* Ibidem, Heft 2.

1885. —— *Über neue Bestandteile der Hand- und Fusswurzel der Säugetiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten überzähliger Finger und Zehen beim Menschen.* Ibidem, Heft 3.

1885. Baur, G., *Über das Centrale carpi der Säugetiere.* Morph. Jahrb., X.

1885. —— *Zur Morphologie des Tarsus der Säugetiere.* Morph. Jahrb., X.

1886. —— *The oldest Tarsus (Archegosaurus).* Amer. Naturalist, XX.

1886. —— *Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugetiere.* Morph. Jahrb., XI.

1892. —— *Der Carpus der Schildkröten.* Anat. Anz., VII.

1922. Böker, H., *Elastische Federungen in den Extremitäten der Wirbeltiere.* Zeitschr. Morph. Anthr., XXIII.

1926. —— *Die Entstehung der Wirbeltiertypen und der Ursprung der Extremitäten.* Zeitschr. Morph. Anthr., XXVI.

1921. Brachet, A., *Traité d'Embryologie des vertébrés.* Paris.

1904. Braus, H., *Tatsächliches aus der Entwicklung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen.* Festschr. E. Haeckel, Jena.

1906. —— *Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes.* Handb. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, III, 2. Teil.

1910. Bütschli, O., *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* Leipzig.

1900. Dollo, L., *Le pied du Diprotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux.* Bull. sc. Nord France-Belgique, XXXIII.

1929. —— *Carpus et Tarsus.* Arch. Entwicklungsmech., CXX (Festschr. Spemann).

1933. Druzinin, A. N., *Die Ähnlichkeit im Bau der Extremitäten der Dipnoi und der Quadrupeda.* Acad. Sc. U.R.S.S., I, livre 1.

1890. Emery, C., *Zur Morphologie des Hand- und Fusskelettes.* Anat. Anz., V.

1897. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fusskelettes der Marsupialier.* Semon, Zool. Forschungsreisen, II, Jena.

1901. —— *Hand- und Fusskelett von Echidna hystrix.* Semon, Zool. Forschungsreisen, III, Jena.

1903. Fischer, E., *Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus vom Hyrax.* Jena. Zeitschr. Naturwissensch., XXXVII.

1927. Frechkop, S., *Notes sur la morphologie du squelette des nageoires paires des poissons.* Annal. Soc. roy. Zool. Belgique, LVII.

1936. —— *Notes sur les Mammifères. Remarques sur la classification des Ongulés et sur la position des Damans.* Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, XII, Nr. 37, Bruxelles.

1936. —— *Le pied de l'Homme.* Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique, IIe série, fasc. 3, Bruxelles.

1865. Gegenbaur, C., *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* I. Carpus und Tarsus. Leipzig.

1876. —— *Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere.* Morph. Jahrb., II.

1898. —— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen.* Leipzig.

1935. Gregory, W., *Further Observations on the Pectoral Girdle and Fin of Sauripterus Taylori Hall, a Crossopterygian Fish from the Upper Devonian of Pennsylvania, with Special Reference to the Origin of the Pentadactylate Extremities of Tetrapoda.* Proc. Americ. Philos. Soc., LXXV.

1936. —— *On the Meaning and Limits of Irreversibility of Evolution.* Americ. Naturalist, LXX.

1923. Gregory, W., Miner, R. and Noble, G., *The Carpus of Eryops and the Structure of the Primitive Chiropterygium.* Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., XLVIII.

1933. Holmgren, N., *On the Origin of the Tetrapod Limb.* Acta Zool., XIV.

1939. —— *Contribution to the Question of the Origin of the Tetrapod Limb.* Acta Zool., XX.

1935. Howell, A. B., *The Primitive Carpus.* Journ. Morph., LVII.

1888. Howes, G. and Ridewood, W., *On the Carpus and Tarsus of the Anura.* Proc. Zool. Soc. London.

1922. v. Huene, F., *Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias.* Acta Zool., III.

1876. Huxley, T. H., *On Ceratodus forsteri, with Observations on the Classification of Fishes.* Proc. Zool. Soc. London.

1938. Kälin, J. A., *Die paarigen Extremitäten der Fische (Pterygia).* Handb. vergl. Anatomie, V.

1889. Kükenthal, W., *Die Hand der Cetaceen.* Denkschr. Naturw. Gesellsch. Jena, III.

1893. —— *Mitteilungen über den Carpus des Weisswals.* Morph. Jahrb., XIX.

1884. Leboucq, H., *Recherches sur la morphologie du carpe chez les Mammifères.* Arch. biol., V.

1886. —— *Sur la morphologie du carpe et du tarse.* Anat. Anz., I.

1899. —— *Recherches sur la morphologie de l'aile du murin (Vespertilio murinus).* Livre jubil. van Bambeke, Bruxelles.

1902. Lewis, W. H., *The Development of the Arm in Man.* Americ. Journ. Anat., I.

1938. McCrady, E., *The Embryology of the Opossum.* Americ. Anat. Memoirs, No. 16, Philadelphia.

1897. Mehnert, E., *Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien.* Morph. Arb., VII.

1925. Miner, R. W., *The Pectoral Limb of Eryops and Other Primitive Tetrapods.* Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., LI.

1923. Miner, R. W., Gregory, W. and Noble, G., *vide sub* Gregory, W.

1879. Mivart, St. S., *Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Considerations of the Nature and Homologies of Vertebrate Limbs.* Trans. Zool. Soc., X.

1894. Mollier, S., *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere.* I. *Das Ichthyopterygium.* Anat. Hefte, I.

1895. —— II. *Das Cheiropterygium.* Ibidem, V.

1897. —— III. *Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störes.* Ibidem, VIII.

1933. Naef, A., *Die Vorstufen der Menschwerdung.* Jena.

1923. Noble, G., Miner, R. W. and Gregory, W., *vide sub* Gregory, W.

1935. Petri, Ch., *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein. Zugleich Beitrag zur vergl. Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, LXXX.

1913. Popowa, N., *Zur Morphologie des Extremitätenskelettes der Artiodactyla Sus und Bos.* Anat. Anz., XLIII.
Vgl. auch Suschkina-Popowa, 1914/15.

1893. Rabl, C., *Theorie des Mesoderms.* Morph. Jahrb., XIX.

1901. —— *Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten.* Zeitschr. wiss. Zool., LXX.

1903. —— *Über einige Probleme der Morphologie.* Verh. anat. Ges. Heidelberg.

1910. —— *Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere.* Leipzig.

1864. Rambaud, A. et Renault, Ch., *Origine et développement des os.* Paris.

1873. Rosenberg, Alex., *Über die Entwicklung des Extremitätenskelettes bei einigen durch Reduktion charakteristischen Wirbeltieren.* Zeitschr. wiss. Zool., XXIII.

1902. Ruge, E., *Die Entwicklungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von Spinax niger.* Morph. Jahrb., XXX.

1927. Schestakowa, G., *Die Entwicklung des Vogelflügels.* Bull. Soc. Natur., Moscou, XXXVI.

1937. Schinz, H. R., *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und neugeborenen Tapir.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, LXXXII.

1908. Schmalhausen, I., *Zur Morphologie des Säugetierfusses.* Anat. Anz., XXIII.

1910. —— *Die Entwicklung des Extremitätenskelettes von Salamandrella keyserlingii.* Anat. Anz., XXXVII.

1917. —— *On the Extremities of Ranidens sibiricus Kessl.* Revue zool. Russe, II.

1898. Semon, R., *Die Entwicklung der paarigen Flossen von Ceratodus forsteri.* Denkschr. med. nat. Ges. Jena, IV.

1904. Sewertzoff, A. N., *Die Entwicklung der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere.* Anat. Anz., XXV.

1908. —— *Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skelettes der niederen Tetrapoden.* Bull. Soc. imp. Nat., Moscou.

1931. —— *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.

1899. Shitkov, B. M., *Über den Bau und die Entwickelung des Skelettes der freien Gliedmassen von Isodactylium schrenckii Strauch.* Zool. Anz., XXII.

1931. Sieglbauer, F., *Os marginale manus ulnare.* Wiener Klin. Wochenschr., Nr. 26.

1921. Steiner, H., *Hand und Fuss der Amphibien: ein Beitrag zur Extremitätenfrage.* Anat. Anz., LIII.

1922. —— *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes.* Acta Zool., III.

1934. —— *Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelett-Anlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogelflügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität.* Rev. suisse Zool., XLI.

1935. —— *Beiträge zur Gliedmassentheorie: Die Entwicklung des Chiropterygiums aus dem Ichthyopterygium.* Rev. suisse Zool., XLII.

1927. Straus, W. L. Jr., *Growth of the Human Foot and its Evolutionary Significance.* Contr. Embr. Carnegie Inst. Washington, XIX.

1937. Ströer, W. F., *Die Extremitätenmissbildungen und ihre Beziehungen zum Bauplan der Extremität.* Zeitschr. Anat. Entwicklungsgesch., CVIII.

1914/15. Suschkina-Popowa, N., *Die Ontogenese des Extremitätenskeletts von Sus und Bos.* Bull. Soc. imp. Nat. Moscou.

1877. Thacher, J. K., *Median and Paired Fins. A Contribution to the History of the Vertebrate Limbs.* Trans. Connecticut Acad., III.

1894. Thilenius, G., *Die überzähligen Carpuselemente menschlicher Embryonen.* Anat. Anz., IX.

1929. Virchow, H., *Das Os centrale carpi des Menschen.* Morph. Jahrb., LXIII.

1928. Weber, M., *Die Säugetiere.* Jena.

1921. Weidenreich, F., *Der Menschenfuss.* Zeitschr. Morph. Anthr., XXII.

1876. Wiedersheim, R., *Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.* Morph. Jahrb., II.

1880. —— *Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotls.* Morph. Jahrb., VI.

1892. —— *Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere.* Jena.

1909. Williston, S., *New or Littleknown Permian Vertebrates: Trematops, New Genus.* Journ. Geol., XVII.

ERKLÄRUNG DER TAFELFIGUREN

Tafel 1.

Fig. 1. — *Microcebus myoxinus* Ptrs., Embryo von 7,8 mm Nacken-Steiss-Länge (Originalphotographie).

Fig. 2. — *Microcebus myoxinus* Ptrs., Embryo von 10,2 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).

Fig. 3. — *Microcebus myoxinus* Ptrs., Embryo von 11 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).

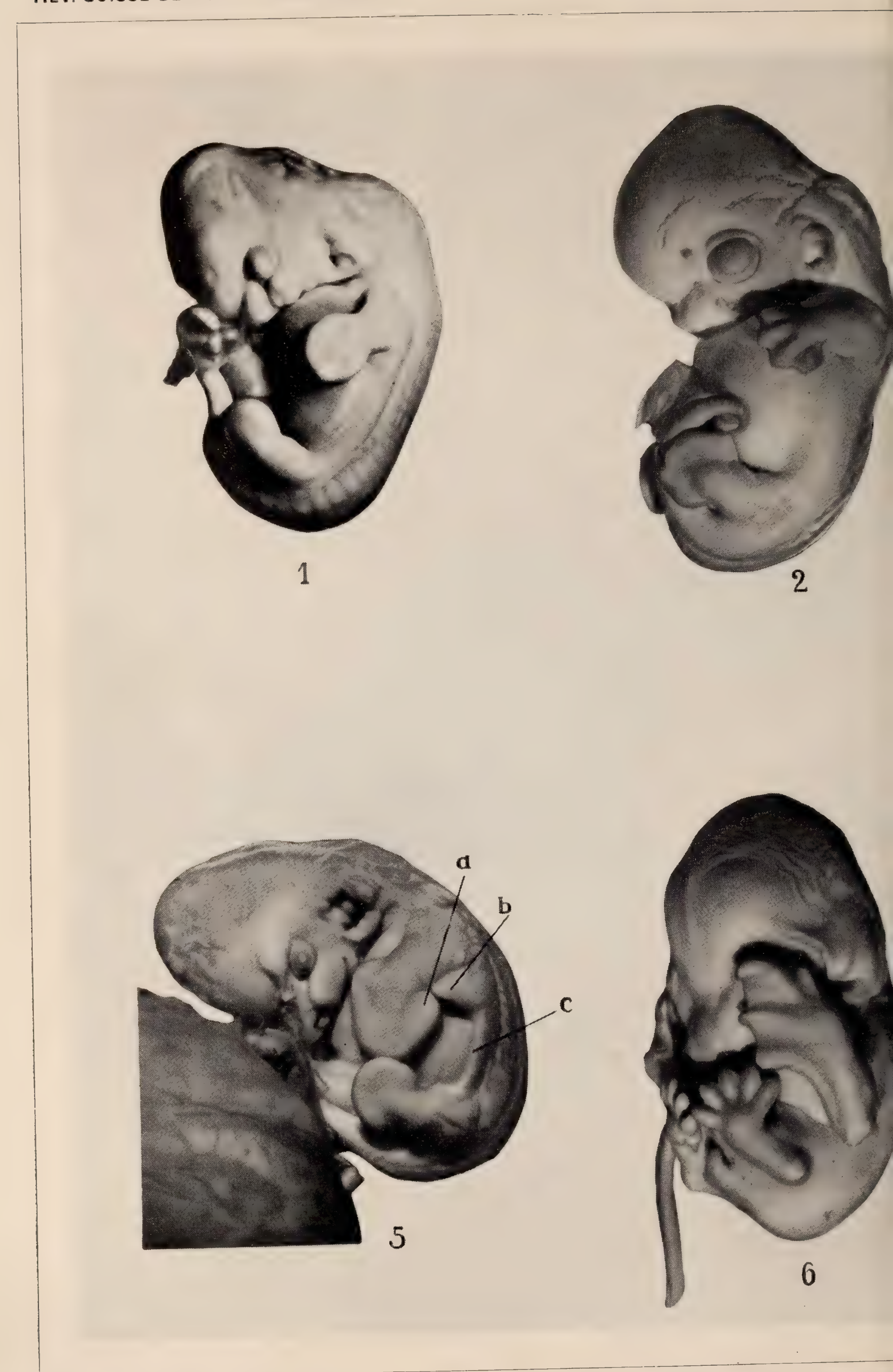
Fig. 4. — *Microcebus myoxinus* Ptrs., Embryo von 12,3 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).

Fig. 5. — *Molossus* spec., Embryo von 8 mm N.-S.-L. (Originalphotographie). — *a* = Anlage des fünften Fingers, *b* = dreieckiges Feld, *c* = Plagiopatagium. Zwischen *a* und *b* deutlicher Trennungsspalt.

Fig. 6. — *Molossus* spec., Embryo von 9 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).

Fig. 7. — *Didelphis marsupialis* L., Embryo von 7 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).

Fig. 8. — *Didelphis marsupialis* L., Beuteljunges von 11 mm N.-S.-L. (Originalphotographie).


1
2
a
b
c
5
6



E DES EXTREMITÄTENSKELETTES.

Tome 49, N° 5. — Février 1942.

J. CARL et K. ESCHER
Voyage de recherches zoologiques dans l'Inde méridionale
(Hiver 1926/27).

Contribution à la connaissance des *Limacomorpha*

Essai de morphologie comparée

par

J. CARL

(Muséum de Genève).

Avec 19 figures dans le texte.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

Ces notes doivent leur origine aux difficultés que j'ai rencontrées en voulant classer une espèce de Limacomorphes que j'avais rapportée de l'Inde méridionale. Dès mes premières recherches à son sujet, j'ai dû me convaincre que notre connaissance de cet ordre était non seulement très fragmentaire, mais encore contradictoire, embrouillée, et même manifestement fausse sur certains points. Décidément, la raison d'un pareil désordre devait résider dans un faux départ. C'est pour le découvrir que je me vis obligé de soumettre à un examen critique serré les contributions fournies depuis un siècle par des confrères dont la bonne foi ne saurait être mise en cause.

Plus heureux qu'ils n'ont été au point de vue du nombre, du sexe et de l'âge des objets étudiés, je me plais à reconnaître leur mérite dans les étapes d'un chemin tortueux et à tirer parti des résultats réels de leurs efforts chaque fois qu'ils peuvent suppléer aux lacunes de ma propre information.

I. APERÇU CRITIQUE

Les Diplopodes de l'ordre des *Limacomorpha* Poc., attachés à la division des *Opisthandria* dans la classification actuelle, ont eu pendant un demi-siècle un seul représentant connu, l'espèce colombienne *Glomeridesmus porcellus* Gerv. et Goud. [1], une forme de petite taille (10 × 3 mm.), décrite sommairement. Le genre *Glomeridesmus* Gerv. fut ensuite élevé par Latzel, en 1884, au rang de famille. Pocock [2], qui en connaissait en 1894 une espèce des Antilles, *Gl. marmoreus* Poc., et en décrit une seconde, de Sumatra, sous le nom de *Zephroniodesmus sumatranus* (Poc.), eut le mérite de mieux établir les caractères généraux de la famille des *Glomeridesmidae* Latzel et de justifier pour elle la valeur d'un ordre, les *Limacomorpha*, par opposition aux *Helminthomorpha* et aux *Oniscomorpha* de sa propre classification. En les rapprochant surtout de ces derniers, il suscita des comparaisons intéressantes entre les Limacomorphes d'une part, les Sphaerothériens et les Glomérides d'autre part. Il apporta des progrès réels relatifs à la segmentation, à la structure des pattes, du gnathochilarium, de l'organe postantennaire, etc. C'est lui également qui fournit les premières données pour une morphologie des organes sexuels primaires et secondaires, si importants pour la classification des Diplopodes. Or, dans cet essai, il fut victime d'une erreur fondamentale qui, en entraînant d'autres, jeta pour un demi-siècle la confusion et l'incertitude dans la taxonomie des Diplopodes *Opisthandria*. J'en fournirai la preuve et je m'efforcerai d'y mettre un terme, dans la mesure du possible, en résumant les observations nouvelles et personnelles que j'ai faites à ce sujet.

L'erreur de Pocock n'a consisté en effet dans rien de moins que la confusion des sexes. Ayant considéré, sans raisons péremptoires, comme étant des ♂ adultes les exemplaires qui portaient derrière les pattes de la 2me paire deux longues tiges annelées, il désigna ces organes comme des pénis et en fit le caractère distinctif des ♂ des *Limacomorpha*, comparés à ceux des *Oniscomorpha*, où ces tubes

[1] Ann. Soc. ent. Fr. (2), vol. II, p. xxvii; 1844. — Gervais, P. Ann. des Sc. nat. (3) Zool., t. 2, p. 51-80; 1844. — Id. in Walkenaer: Ins. Apt. IV, p. 87; 1847.

[2] Pocock, R. J. Journ. of Lin. Soc. (Zool.), vol. XXIV; 1894.

font défaut. Vue sous cet angle, la dernière paire de pattes des mêmes individus, des femelles prétendues mâles, surprit par sa forme simple, réduite à 4 ou 5 articles et terminée par une sorte d'alène, alors qu'on la savait renforcée et munie d'apophyses, lobes ou pinces chez les vrais ♂ des Oniscomorphes. On crut donc cette simplification de la dernière patte ambulatoire propre au mâle adulte et en vit un caractère sexuel secondaire. Il figure comme tel, à côté du « pénis » bien entendu, dans les diagnostics de l'ordre les plus récents, donnés par les grands ouvrages d'ensemble, tels que le « Handbuch der Zoologie », Myriapoda, p. 115, et « Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs », Diplopoda I, p. 28.

Entre temps, Brolemann [1], en étudiant la même espèce que jadis Gervais et en lui appliquant les vues erronées de Pocock, décrit les tubes du 2me segment avec plus de détails, mais sous le terme de pénis également. Il en donne même des coupes intéressantes qui, par une singulière ironie, nous aideront, sous réserve de quelques rectifications et additions, à comprendre la structure de l'organe homologue f é m i n i n , auquel elles se rapportent en réalité. S'il y a, dans cette mésaventure du chercheur de grand mérite que fut Brolemann, une excuse, c'est le fait qu'il suivit un prédécesseur ayant disposé de nombreux spécimens, alors que lui-même n'en eut qu'un sous les yeux et par conséquent n'eut pas la possibilité de comparer les sexes. Il résulte, en plus, de ses figures qu'il n'examina les faux pénis que de leur face orale, alors que leur face aborale lui aurait peut-être révélé leur vraie nature, comme elle fut la première à nous rendre méfiants des interprétations de nos prédécesseurs. Par une singulière coïncidence, les organes qu'il méconnut sont de la même nature que ceux qu'il étudia plus tard en collaboration avec Lichtenstein [2] pour plusieurs autres groupes de Diplopodes, avec infiniment de soins et sous leur vrai nom de vulves. Nul mieux que lui n'aurait pu interpréter un type de vulves aussi particulier. Il lui échappa comme tel et c'est ainsi que l'erreur commise en premier lieu par Pocock est restée irréparée jusqu'à nos jours.

Pas plus que les faux « pénis », les petites pattes de la dernière (36me) paire ne sauraient indiquer le sexe et la maturité des ♂, ni conjointement avec les premiers — comme dans les cas étudiés par

---

[1] Ann. Soc. ent. France, t. LXVII, pp. 256-258; pl. 20, fig. 11-19; 1898.
[2] Arch. de Zool. expér. et gén., t. 58, pp. 173 à 218; 1919.

Pocock, 1894, et par Brolemann, 1898 — ni à elles seules, comme dans le cas de *Glomeridesmus javanicus* Att., espèce où Attems [1] ne mentionne pas de « penes », mais s'en rapporte pour le sexe uniquement à la forme un peu modifiée des pattes de la dernière paire, qu'il figure (Taf. I, Fig. 6 CF, S. 109/110) et qu'il décrit comme « fertige » ou « wohlentwickelte Copulationsfüsse ». Elles prouveraient, d'après lui, la maturité d'un ♂ de 21 et même d'un autre, de 20 segments ! Or, chez le premier, elles représentent la 36me, chez le second la 34me paire de pattes, n'étant donc pas même strictement équivalentes. Elles ont d'ailleurs le même aspect juvénile et rudimentaire que la paire correspondante signalée par Pocock et par Brolemann sur les femelles adultes qu'ils ont décrites à tort comme des mâles. L'état indifférent de ces pattes au cours des derniers degrés de la maturité et à l'approche de la sexualité est évident et probablement dû à un arrêt de développement à la suite de leur implantation dans un repli des téguments. Leur différenciation étant très limitée, elles ne sauraient avoir une importance taxonomique bien appréciable. A leur place, ce sont les vrais télopodes du ♂ qui apparaissent tardivement comme 37me paire de pattes et qui représentent les véritables arbitres de la maturité et de la spécificité chez les ♂, ce qui constitue d'ailleurs un nouveau rapprochement avec les Glomérides. Attems ne pouvait pas les connaître. Son étude conserve donc son intérêt pour autant qu'il s'agit de la morphologie des immatures. Par contre, ses suppositions concernant la précocité des mâles de *Glomeridesmus* tombent à faux.

Certaines indications judicieuses fournies par Silvestri [2] sur les différences sexuelles rencontrées dans le type dérivé *Termitodesmus* Silv., de Ceylan, dénotent déjà des stades plus avancés que les précédents, mais toujours peu différenciés et suspects d'immaturité. On n'oserait d'ailleurs pas les généraliser. En revanche, une figure publiée dans la même étude présente d'une façon assez primitive et schématique ce que l'auteur appelle à juste titre, mais sans autre commentaire, l'ovipositor de *Glomeridesmus orthonedae* Silv. et dont l'identité avec les faux « penes » des travaux de Pocock et de Brolemann saute aux yeux. Reproduite par

[1] Jahrb. Hamb. wiss. Anst., XXIV, Beiheft 2, Hamburg; 1907.
[2] Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. 30, pp. 410-414, tav. 9 et 10; 1911.

Verhoeff[1], cette figure est même le seul éclaircissement qu'il put fournir sur les organes femelles d'un Limacomorphe. Cela ne l'empêcha pas de citer plus loin[2] les mêmes organes qu'il qualifie de « grosse, vorstülpbare, geringelte Penes » comme caractérisant les ♂ des Limacomorphes par opposition à ceux des Glomérides et des Sphaerothérides !

Nous-mêmes, nous avons partagé l'illusion de Pocock, Brolemann et Attems lorsqu'en 1914[3] nous avons cru reconnaître dans les exemplaires de *Glomeridesmus porcellus* Gerv. et Goud., rapportés de la Colombie par l'expédition O. Fuhrmann, à la fois des mâles et des femelles. Les premiers se révèlent comme des femelles, les dernières comme des immatures, dépourvues qu'elles sont aussi bien de télopodes que d'organes de femelles[4]. A juger à distance, on peut s'étonner qu'aucun observateur n'ait été frappé par la forte proportion numérique de mâles qu'il y aurait eu chez *Glomeridesmus*, par opposition à leur rareté dans d'autres groupes. La découverte de l'erreur initiale explique cette apparente anomalie aussi.

Le premier mâle adulte authentique n'a été décrit que récemment par Loomis[5]. A ce propos, voici un trait caractéristique de deux époques et de deux méthodes. En 1847, P. Gervais (loc. cit., p. 87, note) regrettait que le type unique de son espèce *(Gl. porcellus)*, parce que mutilé et peut-être femelle, n'ait pu lui « indiquer positivement si les organes génitaux ♂ ont des forcipules en arrière, comme chez les Glomérides, ce qui est probable ». Près d'un siècle plus tard, en 1936, H.-F. Loomis, le premier à notre connaissance, rencontra et figura pour le ♂ d'une espèce de Haïti (*Gl. jenkinsi* Loomis) les deux dernières paires de pattes, la dernière et la plus forte étant précisément « les forcipules ». Le véritable critère de la maturité sexuelle masculine était donc trouvé conformément à la supposition de Gervais[6]. En même temps, un nouveau trait

---

[1] Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierr., *Diplopoda* I, Lief. 5, p. 758-89, Abb. 353; 1927.

[2] Ibid., II, Lief. 9, p. 1372; 1928.

[3] Mém. Soc. neuchât. des Sc. nat., vol. V, p. 966; 1914.

[4] Je l'affirme de mémoire; car je n'ai pas pu reviser ceux de ces spécimens qui se trouvent actuellement au British Museum.

[5] Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll., vol. LXXX, nº 1; 1936.

[6] Il se pourrait cependant que Silvestri en ait déjà eu connaissance en 1903. On lit en effet dans *Diplopoda*, vol. I, *Anatome*, p. 137 : « Nei *Limacomorpha* ed *Oniscomorpha* il segmento preanale dei maschi e fornito di *due paia* di zampe, che servando all' accopiamento subiscono notevoli modificazioni ». Il renvoit à ce sujet à un chapitre de l'ouvrage qui s. e. n'a jamais paru.

d'union était établi entre les Limacomorphes et les Oniscomorphes. Loomis s'est-il rendu compte de la double importance de sa découverte ? Il n'en a tiré en tous cas aucune conséquence et ne semble y avoir vu qu'un fait banal, de valeur purement descriptive et spécifique, un de ceux qui restent ignorés par les morphologistes. D'autre part, le fait de ne pas rencontrer chez ce mâle indiscutable de « pénis » dans le sens de Pocock trouve chez Loomis l'explication laconique: « penes not protruded », dont il convient de souligner dès maintenant le contresens. Car il montre combien l'erreur fondamentale à ce propos est profondément ancrée dans l'esprit des purs taxonomistes. C'est encore à l'oubli et à l'indifférence que serait vouée une autre constatation, très intéressante, faite par Loomis sur la même espèce. Elle concerne le nombre des segments. Loomis en compte en effet 20 chez le ♂ et 21 « chez toutes les ♀ » (il en a examiné six). Quel regret qu'il ne nous ait pas renseigné sur les organes sexuels de ces femelles et compté les paires de pattes dans les deux sexes. Car, si le principe de contraction atteint le ♂ des Diplopodes plutôt que la ♀, cette tachygenèse est au moins inattendue chez des formes dont le ♂ adulte possède dans ses télopodes vrais une paire de pattes surnuméraires. Le chiffre de 19 à 20 segments, que Loomis (loc. cit., 1936, p. 9) emprunte pour la famille à la diagnose de Pocock, est d'ailleurs depuis longtemps remplacé par le chiffre de 21 dans les deux sexes et j'ai pu le confirmer pour deux espèces au moins.

II. OBSERVATIONS NOUVELLES

L'exposé critique qui précède montre bien les entraves, le retard et même le recul qu'un matériel insuffisant, des prémisses fausses, un raisonnement erroné ou simplement la carence de raisonnement peuvent valoir au progrès régulier de la morphologie et par contre-coup à celui de la systématique et de la zoogéographie, qui en dépendent.

Les documents nouveaux que je suis à même d'apporter dans la discussion se rapportent à deux formes que je conserve pour le moment dans le genre *Glomeridesmus*. Ce sont:

1. Une espèce nouvelle, récoltée par moi-même en 1926/27 dans l'Inde méridionale, d'où on ne connaissait pas encore de Limacomorphes, et que je dénommerai pour les besoins de cette orientation générale *Glomeridesmus indus* n. sp. Etant représentée par des exemplaires

adultes, elle nous met à même de confronter les deux sexes dans le cadre d'une même espèce et de trouver la clef de l'imbroglio qui règne dans la connaissance actuelle de l'ordre. Elle sera décrite plus en détail dans un mémoire faunistique; nous ne nous arrêterons pour le moment qu'à des caractères susceptibles d'un certain degré de généralisation.

2. Une espèce de Colombie que j'ai déterminée moi-même jadis comme *G. porcellus* Gerv. et Goud. ♂ et qui en réalité est une femelle. Elle présente sur celle de l'Inde l'avantage de sa taille plus grande, et c'est elle probablement que Brolemann a étudiée, lui aussi, sous le même nom. Cette circonstance nous permet d'avoir recours à ses coupes, tout en regrettant que l'état de fixation et de conservation de notre matériel des deux provenances ne nous ait pas permis l'étude histologique de certains organes.

En exposant les résultats de notre recherche personnelle, nous les rangerons suivant leur importance.

A. La différenciation sexuelle des formes.

1. *Les organes de la femelle.*

Les organes sexuels primaires que l'on a considérés jusqu'à présent (à une vague exception près) comme les « penes » de *Glomeridesmus* sont en réalité les organes primaires de la femelle. Ils apparaissent chez les femelles adultes, comptant 21 segments, dont ils attestent la maturité sexuelle. Ils sont pairs et affectent l'aspect de deux longues tiges digitiformes ayant la double fonction d'ovipositeurs et de vulves (fig. 1). A partir de la hanche de la 2me patte, qu'elle perfore, chaque tige permet de distinguer trois parties:

1. Un cylindre basal en forme de fourreau musculeux, comprimé dans le même sens que la hanche et attaché à elle: le manchon (M).

2. Une partie moyenne, composée d'une trentaine d'anneaux, qui passe graduellement de la forme comprimée à sa base à la forme presque cylindrique vers l'extrémité: le pédoncule (P).

3. Une courte partie apicale, non annelée, mais présentant des différenciations très caractéristiques, groupées autour du sommet: la vulve (V). C'est la partie essentielle et morphologiquement

la plus différenciée de l'organe qui, de ce fait, peut aussi être considéré dans son ensemble comme une vulve pédonculée. Celle-ci groupe en miniature, sur un plan sans doute commun à la famille

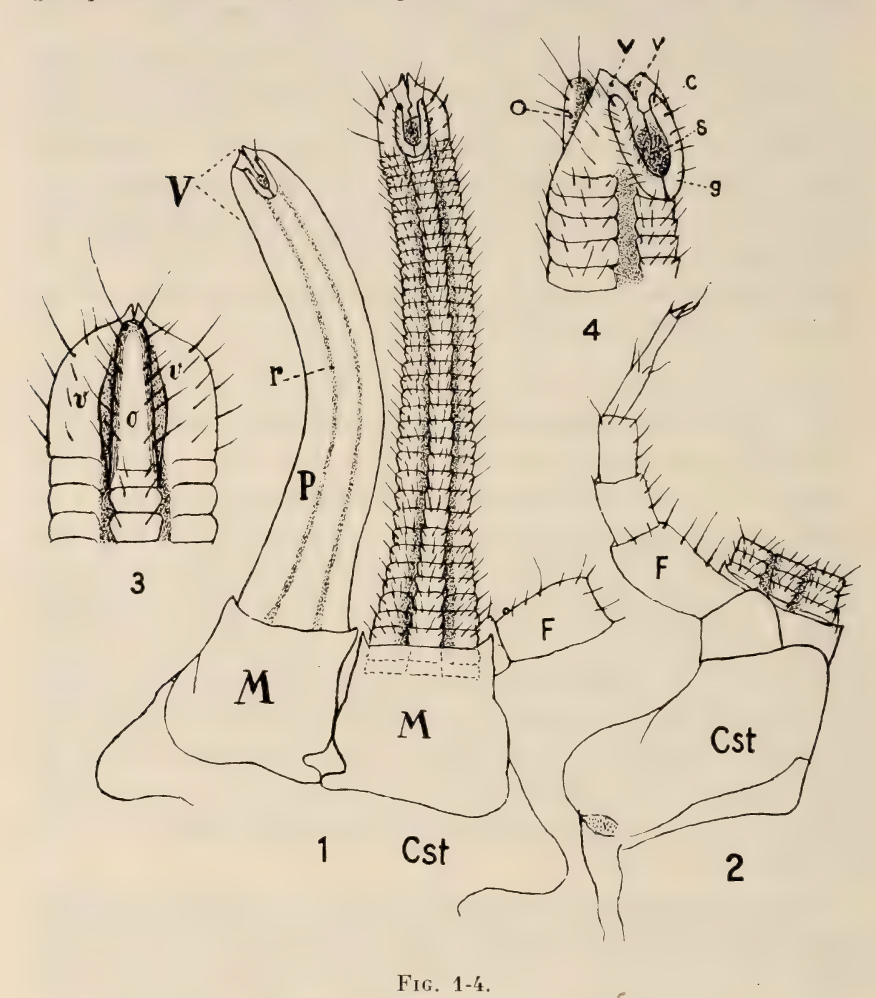


Fig. 1-4.

Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud. ♀.

Fig. 1. — Les ovipositeurs s'élevant sur la face aborale du coxosternit; l'annelure est omise sur celui de gauche.
Fig. 2. — Deuxième patte, face orale et base d'un ovipositeur.
Fig. 3. — Vulve au sommet de l'ovipositeur, face orale.
Fig. 4. — Idem, vue de trois quarts face aborale.

Lettres: Cst, coxosternit; M, manchon; P, pédoncule; V, vulve; r, une rainure du pédoncule; F, fémur; o, opercule; v, valves; c, crête du cimex; s, sécrétion vulvaire; g, gorgerin ?

et peut-être même à l'ordre tout entier[1], les éléments constants d'une vulve de Diplopodes (fig. 1, 3 et 4). Ce sont: sur la face orale, un lambeau charnu (*o*) couvrant imparfaitement une gouttière longitudinale et rappelant un ongle sur un doigt; c'est l' o p e r c u l e de la terminologie de BROLEMANN ou le télopodite de celle de VERHOEFF. Il a été signalé et figuré chez *Gl. porcellus* par BROLEMANN (loc. cit., 1898, p. 258, fig. 13), mais est resté incompris par lui en raison de la fausse conception qu'on avait alors de l'organe tout entier. C'est derrière l'opercule, cachée par lui et disposée en fente transversale, que se trouve l'ouverture de l'oviducte, donc l' o r i f i c e g é n i t a l ♀. Tous les autres éléments vulvaires, constituant ensemble « la bourse », se trouvent groupés sur la face aborale (fig. 4), soit: les v a l v e s , v (Klappen, de VERHOEFF), deux parties bombées au sommet de la tige; entre elles, une dépression longitudinale, le c i m e x (Coxitgrube) et sa c r ê t e (*c*). Dans le prolongement de cette dernière, occupant un creux, s'amasse la sécrétion d'une g l a n d e v u l v a i r e (*s*) et, limitant le tout vers la tige, un bourrelet en fer à cheval (*g*) portant, comme la plupart des autres parties, des soies sensitives. Ce bourrelet si frappant correspondrait-il au g o r g e r i n , élément fréquent, mais pas constant, dans le schéma vulvaire ? Quoi qu'il en soit de certains détails, une méprise sur la nature de l'organe n'est plus possible. Tout cet ensemble, pourtant si caractéristique, a passé inaperçu jusqu'ici. Qui l'aurait en effet soupçonné au bout de ce qu'on croyait être un pénis ? Si l'on cherche des points de repère parmi les types de vulves bien connus, on retiendra comme le plus proche celui des Glomérides, parce que demi-dégagé de la hanche, non rétractile, faiblement pédonculé (quoique immobile). Dans certains éléments constituants il y a aussi une analogie avec les figures données par VOM RATH pour *Glomeris conspersa* Koch et par VERHOEFF pour *Gl. hexasticha marcomannia* (Bronns Klass. u. Ordn., Diplopoda I, Abb. 292, face orale, 295, 351). Nous remar-

[1] D'après SILVESTRI (*loc. cit.* 1911, p. 412), la vulve de *Termitodesmus* Silv. ne serait pas pédonculée: « Vulva ad pedum paris secundi basim, valvulis chitineis composita, sita est. Ovipositor haud manifestus ». Ce type ♀, de même que le type ♂ d'ailleurs, tout en ayant l'un 36 et l'autre 37 paires de pattes et 21 tergites, ne nous semblent pas morphologiquement adultes. Des vulves juvéniles chez la ♀ correspondraient bien au faible degré de différenciation (tav. 10, fig. 78) des télopodes du ♂. S'agirait-il, pour les deux, d'une phase de maturus junior ? Il convient du reste de considérer *Termitodesmus* comme un type dérivé, étant donné son genre de vie.

querons cependant dans la vulve de *Glomeridesmus*, par opposition à celle de *Glomeris*, la parfaite symétrie bilatérale de ses parties et la correspondance de son plan sagittal avec celui du pédoncule.

Le pédoncule (P) est formé d'anneaux très réguliers, séparés par de minces bandes membraneuses qui, en s'invaginant, permettent aux anneaux de s'emboîter un peu les uns dans les autres. Dans le sens de la longueur, le pédoncule est parcouru par quatre rainures (r), également membraneuses, pouvant se plier vers l'intérieur. Elles divisent chaque anneau en quatre arceaux d'une nature légèrement sclérifiée, mais souple et élastique; il en résulte une rangée d'écussons trapézoïdaux, assez plats, sur chacune des faces orale et aborale et autant d'arceaux en fer à cheval sur chaque côté de la tige. La couronne de petites soies raides que porte chaque anneau est également coupée par les quatre rainures. Cette combinaison de parties chitineuses, mais souples, et de parties pliantes réalise pour l'organe les conditions d'une grande flexibilité, qui augmente de la base vers le sommet. A l'état vivant, on voit en effet les deux tubes souvant courbés à partir du manchon dans des sens divers, à la façon de sondes indépendantes. En révélant la vraie nature du ci-devant « pénis », nous bouleversons naturellement l'idée qu'on se faisait de ses fonctions et des aptitudes correspondantes. Pour déclarer que « le liquide séminal est introduit dans les organes femelles à l'aide du pénis » (Brolemann, 1898, p. 256), on devait nécessairement admettre que ceux-ci fussent rigides, donc érectiles ou pour le moins protractiles, ce qui semble impliquer une rétractilité pouvant aller jusqu'à la disparition de l'organe dans une gaine ou un abri à l'intérieur du corps.

Il est à craindre que l'idée à priori d'un mécanisme de sortie et de rentrée [1] ne soit reportée sur la conception rectifiée que nous donnons de la nature et du fonctionnement de l'organe méconnu. Bien que des observations directes manquent encore à ce sujet, la structure anatomique, même grossière, de la vulve pédonculée est contraire à l'idée d'une invagination et évagination. Le fait de perforer une hanche normale qui resserre sa base comme un étau (fig. 5, C_2) devrait rendre la protrusion et rétraction de la tige très difficiles; les segments du corps qui pourraient entrer en

---

[1] Ne trouvant pas de « pénis » sur des mâles mûrs, et pour cause, certains observateurs les ont déclarés « rentrés »; d'autres les ont passés sous silence, tout en croyant avoir affaire à des mâles adultes (p. ex. Attems, 1907).

compte ne sont d'ailleurs en aucune façon coaptés pour abriter un organe si volumineux. La couronne de soies que porte chaque anneau ne s'accorde pas non plus avec l'idée d'un fort télescopage

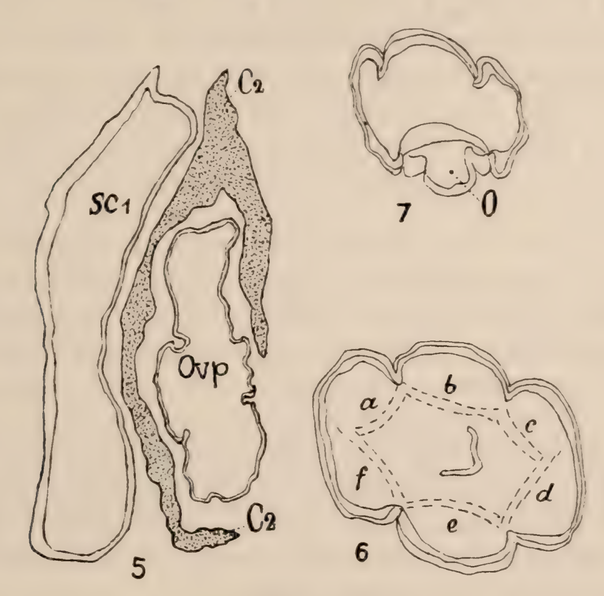


Fig. 5-7.

Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud. ♀.

Coupes de l'ovipositeur (d'après Brolemann, 1898, en partie modifiées).

Fig. 5. — Coupe au niveau de la hanche C2 (en grisaille), qui encercle une grande partie de la base de l'ovipositeur Ovp.; à gauche (en blanc), moitié du syncoxite SC1 de la première patte (voir fig. 19).

Fig. 6. — Coupe au milieu du pédoncule; a-f, squelette musculaire; au centre, l'oviducte fortement contracté.

Fig. 7. — Coupe près de l'extrémité; la base de l'opercule de la vulve, O, se dessine; il couvre le vagin.

ou retroussement. Enfin, la répartition très régulière et proportionnée de la musculature longitudinale, qui va en diminuant graduellement de la base au sommet de la tige ne répond guère aux exigences d'une traction brusque et localisée. Elle peut en revanche agir sur toute la colonne d'anneaux en les resserrant jusqu'aux couronnes de soies. Il en résultera une contraction régulière de la tige pouvant la réduire à la moitié de sa longueur habituelle, mais nullement sa rentrée à travers le manchon. Ce dernier, très musculeux lui-même, ne saurait accueillir dans sa partie distale légèrement évasée que la

valeur de deux ou trois anneaux, comme l'indique en pointillé la figure 1, à droite. En résumé, les tiges se terminant par les vulves sont portées en permanence entre les pattes de la 2me et 3me paire, qu'elles dépassent plus ou moins en longueur suivant le degré de contraction de leur pédoncule annelé ou les effets éventuels d'une érection par turgescence dont le degré nous échappe. Toutefois, et sans excepter la possibilité d'une raideur passagère, ce sont les besoins d'une grande mobilité dans plusieurs sens qui se révèlent dominants dans le plan morphologique et anatomique. Quoique réduits, pour ce qui concerne l'organisation intérieure, aux constatations que permettent l'éclaircissement de l'objet et sa coloration in toto, nous avons reconnu dans le pédoncule six forts faisceaux musculaires longitudinaux, dont deux correspondent aux faces orale et aborale et deux autres, de chaque côté, aux arceaux latéraux. Nous devons admettre qu'il existe, en outre, une musculature circulaire assez puissante autour de l'oviducte, qui occupe le centre de la tige et qui expulse les œufs probablement par des contractions péristaltiques. Sa disposition, de même que celle des muscles et de l'appareil glandulaire de la vulve réclameraient une étude histologique approfondie et une technique spéciale.

S'il s'agit de la simple compréhension morphologique de l'organe, nous ferons intervenir avec profit les contours des coupes transversales obtenues par Brolemann (1898, pl. 20) sur le faux « pénis ». La coupe représentée dans sa figure 17 est mal orientée; mais pour qu'elle devienne des plus claires et des plus intéressantes il suffit de l'intervertir de droite à gauche, comme dans notre fig. 5. Sur celle-ci, la section de gauche ne représente plus la hanche de la 3me paire « H 3 », comme le pensait Brolemann, mais bien plutôt une moitié du syncoxosternite de la 1re paire, SC 1, coupé au delà de la suture médiane. On la reconnaît en effet à l'épaisseur de cette hanche par rapport aux autres, qui sont minces comme des lamelles. Il en est ainsi déjà de la 2me hanche, C 2 (en grisaille, à droite), qui entoure par deux replis une partie de la section basale de la tige (Ovp.). Quant à une « hanche de la 3me paire », elle se placerait à droite, en face de ce cadre perforé; mais elle ne figure pas sur la coupe. La figure 6 se rapportant au milieu de la tige, montre les quatre invaginations membraneuses qui correspondent aux rainures de la surface; le « squelette musculaire » (*a-f*) est représenté par des bandes apodématiques, dont le nombre de six et la position s'accordent avec les faisceaux musculaires admis par nous. Quant à la « lumière » centrale, il s'agit d'un oviducte fortement contracté. Enfin, la 3me coupe (fig. 7) prise « vers l'extrémité » de la tige, doit passer par la base de la vulve et

couper déjà l'opercule (O); celui-ci est flanqué de deux doubles plis et couvre une gouttière qui se confond peut-être déjà avec la fin de l'oviducte, aboutissant à l'orifice génital ♀. BROLEMANN n'indique en effet dans cette coupe plus aucune « lumière » au centre de l'organe.

J'ai indiqué plus haut dans quelle direction et sur quelle base nous devons chercher les vraies affinités morphologiques de la vulve des Limacomorphes. Il importe néanmoins de prévenir des comparaisons non fondées auxquelles les dimensions inusitées de la tige pourraient donner lieu. VERHOEFF (Bronns Kl. u. Ordn. Dipl. I, 1928, p. 758 u. Abb. 353) suppose une similitude entre l'ovipositor de *Gl. ortonedae* Silv., connu seulement par une figure, et celui des *Lysiopetaloidea*. Cette similitude existe en effet avec l'organe de *Callipus foetidissimus* ♀ (Savi 1819) [1] figuré par BROLEMANN (Faune de France, 29, p. 122, fig. 154; 1935) et avec celui du Blaniulide *Thalassisobates litoralis* Silv. (VERHOEFF, loc. cit., Abb. 317); mais elle est toute superficielle. Car, l'homologie indiscutable de la vulve mise à part, il s'agit, dans ces deux dernières espèces, de différenciations de la membrane intersegmentaire, comportant des abris pour recevoir la vulve à l'état de repos et un mécanisme d'invagination complète qui alterne avec un état de rigidité fonctionnelle par évagination érectile, ce qui semble absolument contraire à la grande flexibilité de la tige des *Glomeridesmus*. Les soies protectrices de cette dernière manquent aux premières. Il se pourrait cependant qu'au point de vue biologique la comparaison fût reprise à propos de la ponte et dans le cas où l'étude exacte du système génital interne de *Glomeridesmus* ferait découvrir un rapport entre la taille des œufs et la longueur de l'ovipositor, comme VERHOEFF (loc. cit., p. 734) l'a constaté chez *Thalassisobates*.

Nous croyons qu'à la structure si particulière de l'appareil femelle de *Glomeridesmus* doit correspondre un rôle original dans l'acte de la copulation. Mais, ce point ne saurait être discuté avant d'avoir situé l'orifice génital du ♂ et fait connaître les petites différenciations qui l'entourent (v. p. 146, 147).

2. *Les organes du mâle.*

Dès que la structure sexuelle externe qu'on croyait être celle du ♂ s'est révélée femelle, c'est le ♂ des Glomeridesmides qui est devenu le sexe le moins bien connu. La découverte de télopodes aussi différenciés que ceux des Oniscomorphes, faite par LOOMIS en 1936, et la confirmation que nous en apportons plus loin, appellent de la façon la plus nette la question des organes primaires du ♂.

---

[1] Voir aussi les Lysiopétalides nord-américains des genres *Diactis* Loomis et *Tynomma* Loomis (Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 84, p. 114, 118, fig. 17*e*, *i* et pl. 3, fig. 6; 1937.

Loomis, ayant sans doute cherché en vain des « penes » très apparents, tel qu'il en avait décrits deux ans auparavant [1] d'après les femelles (!) de *G. trinidadensis*, éluda le problème de la façon que nous avons rapportée plus haut et qui laissait persister l'erreur initiale. L'ayant dépistée et rectifiée, ayant en outre trouvé en *Gl. indus* n. sp. ♂ une forme qui a le nombre normal de 21 tergites et de 37 paires de pattes, y compris une paire de télopodes qu'on peut juger parfaite, nous nous croyons autorisé à rapporter au mâle mûr des *Glomeridesmidae* en général ce que nous enseignera la 2me paire de pattes de ce type.

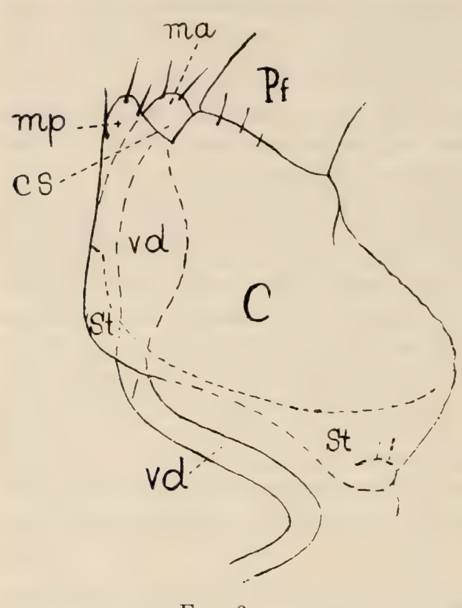


Fig. 8.
Glomeridesmus indus n. sp. ♂.
C + St., coxosternite de la deuxième patte, face aborale; Pf, préfémur; vd, canal déférent libre, ou vu par transparence dans la hanche; cs, calice sexuel; mp et ma, mamelons postérieur et antérieur.

Le sternocoxite de cette patte (fig. 8) qui se compose, comme les suivants, de la bandelette sternale (St) et de la hanche (C) soudées ensemble, se signale par une certaine épaisseur de la partie interne de la hanche. On voit le canal déférent (vd), qui est plus mince que l'oviducte de la femelle mûre, pénétrer dans le sternocoxite en s'épaississant un peu et se loger parallèlement à sa paroi médiane. Celle-ci est évidée longitudinalement et limitée par deux bourrelets qui se terminent chacun en mamelon. Le mamelon antérieur (ma) et le mamelon postérieur (mp) sont tout à fait semblables, arrondis, sans pore et munis de quelques soies raides. Ils sont placés de façon à former entre eux et la bande apicale interne de la hanche une sorte de cratère que j'appelle le calice sexuel du ♂ (cs). Il n'y

[1] Smithsonian Miscell. Coll., vol. 89, nº 14, p. 7; 1934.

a dans cette différenciation primitive rien qui rappelle un pénis; car l'orifice du canal déférent doit se trouver au fond même du calice. Nous en concluons que le mâle de *Glomeridesmus* est dépourvu de pénis, mais possède dans son calice sexuel un bassin destiné à recueillir le sperme sortant du canal déférent.

Cette constatation n'était pas inattendue. Car si personne n'était encore renseigné sur l'ouverture génitale du ♂ et ses rapports avec la hanche chez *Glomeridesmus*, on savait par contre que, d'après L. Fabre, 1855, chez *Glomeris marginata* ♂ les canaux déférents «se terminent dans deux mamelons placés à l'aisselle des pattes de la seconde paire». Latzel, 1884, et vom Rath, 1890, affirment simplement l'absence de pénis chez les Glomérides. On pourrait s'en tenir là, si Verhoeff n'interprétait pas les mamelons dont parle Fabre comme des « pseudopenes » (Bronns Kl. u. Ordn. I, p. 695). Il les aurait observés chez l'espèce exotique *Malayomeris martensi* Verh. (pourquoi pas chez *Glomeris marginata* ?). Il décrit en outre (ibid., p. 685) en termes suggestifs, comme « Krater », « Kelch », etc., des différenciations de la même partie de la 2me hanche des *Ascospermophora* ♂, où il croit reconnaître une ébauche de pénis, parce qu'il ne trouve pas de pore génital à la hanche. Cet argument n'est pas probant, et à le lire on songe à un calice sexuel ♂ comme nous l'avons envisagé chez *Glomeridesmus*. Quoi qu'il en soit, l'emplacement et l'entourage de l'orifice sur la hanche dénotent pour les trois termes de la comparaison un état fort primitif et fait penser chez les Ascospermophores et chez les Limacomorphes à une homologie avec les sacs coxaux que les deux groupes portent à certaines hanches.

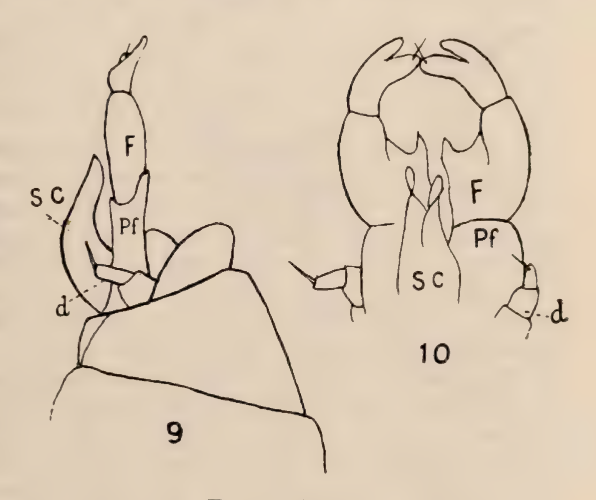


Fig. 9 et 10.
Glomeridesmus jenkinsi Loomis ♂ (d'après Loomis, 1936).

Fig. 9. — Les trois derniers tergites, vus de côté; la petite patte atrophiée (d) et le tépolode: Sc, syncoxite; Pf, préfémur; F, fémur.

Fig. 10. — Petites pattes (d) et télopodes, vue ventrale.

Nous avons déjà signalé chez le ♂ adulte la présence d'une paire de télopodes. Au seul exemple que l'on en possédait jusqu'ici (voir p. 137), celui de *Gl. jenkinsi* Loomis, vient s'ajouter celui de *Gl. indus* n. sp. Dans les deux cas, il s'agit d'extrémités construites sur le même plan que les télopodes des Oniscomorphes. Elles ressemblent chez l'espèce des Antilles (fig. 9 et 10) plutôt à celles des Spaerothériens et chez l'espèce de l'Inde (fig. 11, 12) davantage à celles de *Glomeris*. Comme là, le rôle de cette dernière paire de pattes ne peut être que celui d'une tenaille fixant les organes de la femelle pendant l'accouplement, sans intervenir pour la transmission du sperme. Celle-ci s'accomplit chez les *Diplopoda Proterandria* par l'intermédiaire des gonopodes qui reçoivent le sperme des orifices ou des pénis du ♂ et l'amènent sur les vulves, sans toutefois y pénétrer. Le problème devient plus compliqué chez les *Opisthandria*, où l'observation directe est plus difficile, où des pénis bien caractérisés et des gonopodes font défaut en même temps que les télopodes ne sont que des auxiliaires mécaniques de la copulation. VERHOEFF suppose que pendant l'accouplement de *Glomeris* le sperme passe de l'orifice du ♂ sur ses propres pièces buccales, qui les déposeraient à leur tour sur la vulve de la femelle. Pour ce qui concerne les *Glomeridesmus*, aucune observation ne nous renseigne sur les attitudes et mouvements des deux corps au cours de la pariade. On peut admettre par analogie avec *Glomeris* que le ♂ s'accroche à l'aide de ses télopodes à la 2me hanche ou au

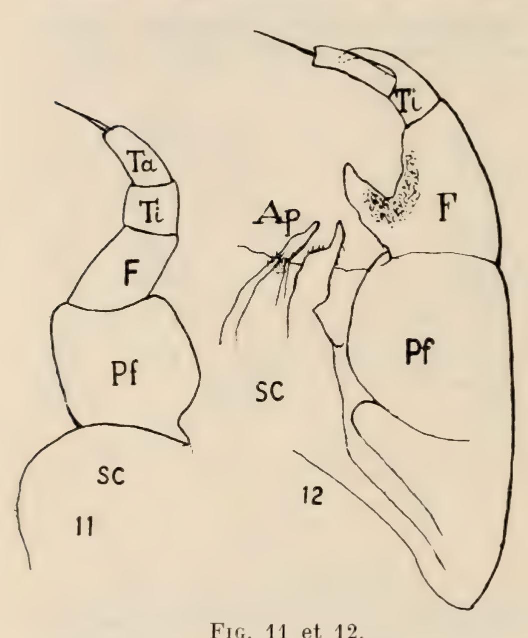


FIG. 11 et 12.
Glomeridesmus indus n. sp. ♂.
Fig. 11. — Patte atrophiée de la dernière paire.
Fig. 12. — Télopode avec le syncoxite, Sc, et ses apophyses Ap; Ti, tibia; Ta, tarse.

manchon de la femelle, ce qui lui permettrait, en se repliant sur lui-même (attitude Limacomorphe !), de ramener son propre orifice en face de la vulve de la ♀.

En nous référant à tout ce qui a été dit plus haut concernant la topographie de la vulve et la grande flexibilité de son pédoncule, nous hasardons la supposition que chez *Glomeridesmus* ce soit les deux vulves qui, en pivotant sur la base fixe de leurs tiges, rencontrent le calice sexuel du ♂, où s'amasse le sperme, et l'ayant liquéfié en y ajoutant leur sécrétion vulvaire, l'absorbent dans l'oviducte. Dans cette dernière phase, le concours d'un acte de succion est également dans le domaine des possibilités.

Certes, l'idée de vulves allant à la recherche de la source du sperme heurte de front la représentation schématique et généralisée de la copulation par pénétration de l'organe ♂ dans l'organe ♀. Cette dernière possibilité ayant dû être abandonnée par le renversement des conceptions que notre mise au point a amené dans le domaine des formes, la nouvelle interprétation des rôles et des fonctions réciproques des deux organes se présente comme une transposition logique de réalités morphologiques solidement établies dans le domaine moins accessible à la certitude qu'est celui de la biologie sexuelle. Certes, nous n'avançons pour le moment qu'une hypothèse destinée à préparer et à guider l'observation directe. Les résultats de cette dernière pourraient se faire attendre longtemps, étant donné la rareté des Limacomorphes et les difficultés que rencontre l'observation en captivité des phases de la pariade chez des animaux aussi petits, lucifuges et hygrophiles. Les discussions qu'a soulevé l'accouplement de nos *Glomeris* indigènes depuis les études de Fabre (1855) montrent cependant l'utilité d'hypothèses bien assises pour l'orientation initiale et la marche ultérieure des observations. La biologie sexuelle des Diplopodes a révélé les détours insoupçonnés que la nature emploie dans ce groupe pour arriver à ses fins. C'est sur la base d'une morphologie comparée poussée dans tous les détails, et en procédant par déduction, que Vom Rath, Verhoeff, Attems et d'autres ont ouvert la voie à l'observation dans un domaine qui, grâce à sa complexité, s'est vu comparer au mystère de la fécondation des fleurs.

B. Morphologie des pièces buccales et de la capsule céphalique.

Le gnathochilarium. Les premières description et figure reconnaissables de cet organe ont été données par Pocock, 1894 (p. 475, pl. 37, fig. 2*d*). Tout en étant incomplètes et schématiques, elles laissent

reconnaître le trait caractéristique du gnathochilarium des *Opisthandria*, qui consiste dans la fusion des lamelles linguales entre elles et l'apparition d'une grande plage médiane. Celle-ci sera, dans la suite, pour ATTEMS, 1907, le mentum; pour SILVESTRI, 1911, l'inframaxillare; pour VERHOEFF, la « Mittelplatte ». ATTEMS, 1907, fig. 119, et 1926, fig. 116, situe entre la précédente et l'hypostoma [= gula] une pièce transversale étroite, divisée dans la ligne médiane et dilatée de chaque côté en forme d'une aile arrondie; c'est l'infrabasilare en 1907, le mentum en 1926. Pour SILVESTRI, 1911 (tav. 10, fig. 80), l'infrabasilare B est simple, marqué au milieu d'une fine ligne de partage seulement, mais nettement distinct, de chaque côté, de la partie aliforme, qui devient pour lui le pseudocardo, [C = cardo]. VERHOEFF, qui n'a pas connu l'organe de visu, voit dans les petites différences que présentent ces figures de quoi « discerner trois genres bien distincts » ! Il s'est malheureusement laissé tenter de fonder sur cette apparence un nouveau genre: *Javadesmus* (Bronns Kl. u. Ordn., Diplop. II, p. 1377; 1929) pro *Gl. javanicus* Att., procédé d'autant moins justifié que l'espèce était basée sur des individus jeunes.

En réalité, ces différences sont tout de degré ou d'interprétation. ATTEMS, dans le diagnostic de l'ordre (1926, S. 116), admet d'ailleurs à cet égard deux alternatives: « Mentum ungeteilt, oder in der Mediane geteilt. Kardines sind vorhanden oder fehlen ». Mieux encore que la lecture critique des textes et des figures, c'est l'étude directe de l'organe qui nous a convaincu de l'homologie de la pièce paire et ailée dans les figures d'ATTEMS (Infrabasilare, 1907 = Mentum, 1926), d'une part, et des deux pièces B et C de la figure de SILVESTRI prises ensembles, d'autre part. L'examen du gnathochilarium de *Gl. porcellus* et *Gl. indus* a révélé à la base de l'organe une épaisse membrane rigide sur laquelle les différentes pièces se détachent ou se confondent suivant le degré de leur sclérification, qui dépend lui-même de la puissance de la musculature qui s'y attache. Leurs limites, très nettes et ressortant en relief lorsqu'on les inspecte in situ à la base de la tête renversée, s'effacent sur la pièce détachée à mesure que la macération avance. Elles restent néanmoins visibles comme de très fines lignes gravées sur l'épaisse membrane de base, devenue complètement transparente, et marquent la limite entre la grande plage médiane et le mentum avec les cardines (voir fig. 15, doubles flèches). Mais leur absence chez des individus immatures, ou leur effacement complet au moment de la mue, n'auraient rien d'étonnant. Nos constatations concordent avec celles d'ATTEMS chez *Gl. javanicus* pour exclure

le contact des stipites avec les cardines[1]; mais l'extension de ces derniers, en tant qu'îlots sclérifiés dans la membrane de base (visible dans la figure de SILVESTRI et, comme un large bord, dans la nôtre), pourra varier un peu suivant l'âge et l'espèce. Au sujet de la division médiane du mentum, nos deux figures présentent, au milieu de l'arc, des indications très nettes de sa nature paire sous forme d'interruption dans les petites bandes sclérisées et de la persistance de lucarnes minces. La concordance de fait que nous venons ainsi d'établir entre les figures données pour *Glomeridesmus* par ATTEMS, SILVESTRI, et les nôtres, s'étend en principe aussi à celle que SILVESTRI a donnée de *Termitodesmus* Silv. (1911, tav. 9, fig. 73); cela permet de concevoir un type de gnathochilarium limacomorphien bien caractérisé et comparable à ceux des Sphaerothériens et des Glomérides, qui sont assez différents entre eux. Il s'agirait donc d'établir les rapports d'affinité qui existent entre ces trois types, une tâche que l'esprit ultra-analytique de VERHOEFF n'a vraiment pas facilitée.

Cet auteur, en se basant sur les différences indiscutables entre le gnathochilarium des *Chorizocerata* (Sphaerothériens) et celui des *Plesiocerata (Glomeris)*, en déduit finalement pour chacun d'eux une origine très différente de la lame médiane ou Mittelplatte: la grande surface de celle-ci proviendrait, chez les premiers, de la fusion de lamelles linguales dilatées avec le mentum primaire; elle représenterait ainsi un lamellomentum; les cardines auraient subi une forte réduction et un déplacement; le mentum serait remplacé par un postmentum (Bronns Kl. u. Ordn., p. 879, Abb. 467, et p. 922-927; 1928). Chez les Glomérides, au contraire, la plage médiane, les cardines et le mentum auraient conservé leur nature autonome et leur place. Cette profonde discordance entre les deux types des *Oniscomorpha* serait due au raccourcissement de la tête, qui serait beaucoup plus prononcé chez les Sphaerothériens que chez les Glomérides. Quant au type limacomorphien, nous

[1] La différence avec *Glomeris* sur ce point est très importante. Chez *Glomeris* (Fig. 13) où stipes et cardines sont grands, sclérisés jusqu'aux bords et contigus, la lame médiane cordiforme se trouve enfermée comme dans une sangle; les pressions et tractions qu'elle subit se concentrent vers son échancrure basale à laquelle correspond comme pièce de résistance un mentum élevé en cône. Chez *Glomeridesmus* (Fig. 14), la pression latérale, discontinue et moins forte, permet une autre forme de la lame, une structure dynamique différente et des exigences mécaniques moins grandes à l'égard du mentum (voir p. 154).

reconnaissons qu'au point de vue des dimensions et des rapports des pièces il participe des deux types précédents et constitue un type intermédiaire dans l'acception toute générale de ce terme. Mais Verhoeff l'assimile pour l'homologie même des pièces au type sphaerothérien, dont il serait en quelque sorte le précurseur. Pour juger de cette conception, nous envisagerons moins

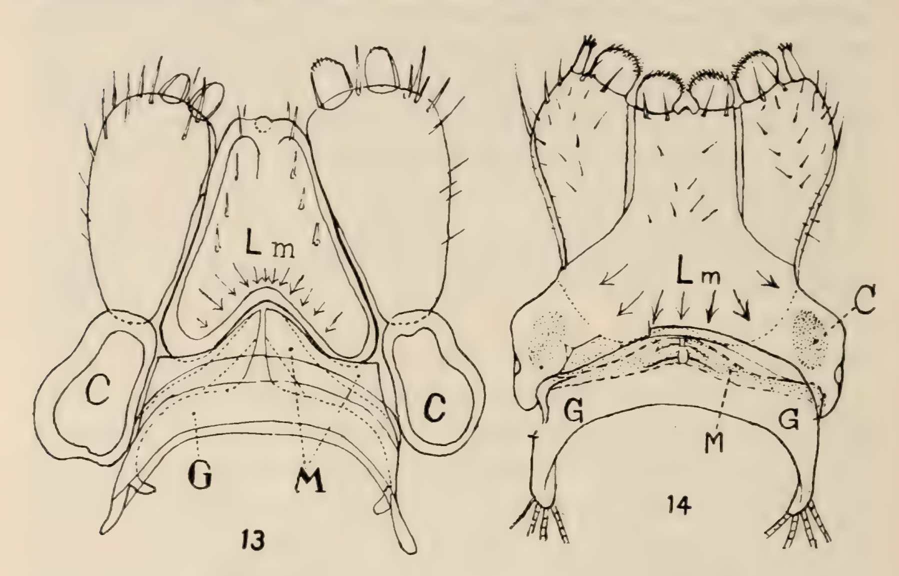


Fig. 13.
Glomeris conspersa Koch.
Gnathochilarium et gula d'après Verhoeff, 1928, Abb. 484. Lm, lamelle médiane; C, cardines; M, partie visible du mentum, à gauche une pièce squelettique ou « Kinnstab », à droite l'ailette triangulaire; G, gula couvrant une grande partie du mentum. Dans Lm, les flèches indiquent les lignes de force.

Fig. 14.
Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud.
Gnathochilarium et gula. La gula à gauche en partie resséquée pour mieux montrer le mentum M. Dans Lm, les flèches indiquent l'éventail des lignes de force.

les rapports de la grandeur et de contact des pièces que la structure de la pièce la plus discutée. De quel côté est l'homologie de la pièce transversale de *Glomeridesmus;* est-elle un postmentum comme dans la théorie de Verhoeff, ou un mentum, au même titre que celle de *Glomeris* ? Verhoeff soutient la première thèse, en invoquant l'étranglement médian plus ou moins distinct dans le postmentum des *Chorizocerata*, qui correspondrait à la division médiane de la pièce de *Glomeridesmus*! L'argument est d'autant plus

faible que cette division (puisque VERHOEFF l'admet pour les besoins de la cause) est encore beaucoup plus prononcée chez *Glomeris*. Après avoir soutenu plus haut la nature paire de cette pièce, nous y voyons en effet une indication de l'homologie du mentum des Limacomorphes et des Glomérides. Nous en trouvons des preuves encore plus convaincantes en comparant la structure et la forme de cette pièce, telle qu'elle se présente chez *Glomeris* (fig. 13) d'après VERHOEFF et chez *Glomeridesmus porcellus*. Par

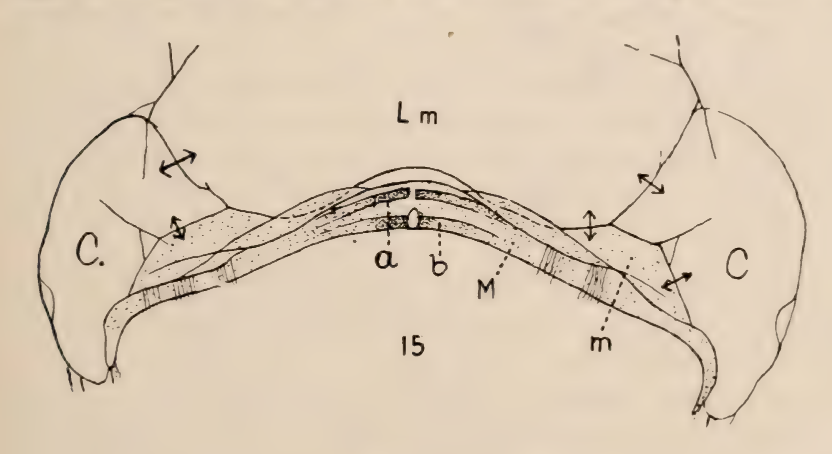


FIG. 15.

Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud.

Partie basale du gnathochilarium. Les parties qui constituent le mentum sont pointillées.

rapport à la première, celle de *Glomeridesmus* décrit un arc fortement surbaissé et légèrement bisinué (fig. 14 et 15, M), ne s'élevant pas en cône vers l'échancrure de la lame médiane, qui est ici d'ailleurs peu prononcée; les deux moitiés de l'arc sont imparfaitement soudées au milieu et les deux baguettes squelettiques qu'elles renferment (*a* et *b*) s'arrêtent comme cassées près de la ligne médiane. Je considère ces deux sclérites comme l'équivalent très réduit et affaibli des « Kinnstäbe » dans le mentum de *Glomeris* (VERHOEFF, 1928, Abb. 499). Celui de *Glomeridesmus* est recourbé en un court crochet sur les côtés, mais reste distinct du cardo. Sur son bord distal, le bandeau se complète d'une bandelette fusiforme et d'une ailette trapézoïdale (fig. 15, *m*) qui voisine avec le cardo et la lame médiane. Chez *Glomeris*, les mêmes rapports sont établis

par une saillie triangulaire en angle vif. Pour toutes ces raisons de correspondance, nous considérons le mentum de *Glomeris* et celui de *Glomeridesmus* comme deux variantes du même plan, répondant chacune à sa façon à la pression qui vient de la lame médiane: la première (fig. 13, M) en s'élevant en butoir vers la profonde échancrure, où se concentre la pression comme un faisceau de lignes de force, la seconde en s'étalant en forme de bandeau élastique pour résister à une pression répandue en éventail. Ainsi, en partant de la forme de la lame médiane comme d'une donnée primaire et en l'envisageant comme un champ de forces, la différence des deux mentums apparaît comme le résultat d'adaptations directes à des conditions dynamiques légèrement différentes. Dès lors, la fusion ou substitution de pièces que Verhoeff invoque pour *Glomeridesmus* est absolument superflue. Il en résulte donc que la conception d'un lamellomentum et d'un postmentum ne sont pas applicables au gnathochilarium des Limacomorphes, lequel reste beaucoup plus étroitement apparenté à celui des Glomérides qu'à celui des Sphaerothériens. Sans discuter ce dernier et l'explication qu'en a donné Verhoeff, nous rappellerons que d'après Verhoeff lui-même les rapports du gnathochilarium et de la gula sont très différents, suivant qu'il s'agit des *Plesiocerata* ou des *Chorizocerata*. A cet égard encore, et comme le montrent nos figures 13, G et 14, G, c'est entre *Glomeris* et *Glomeridesmus* [1] que la forme et la position de la gula présentent la correspondance la plus évidente.

En résumé, le gnathochilarium des *Opisthandria* permet de distinguer trois types qui, en partant d'une base et de tendances ancestrales communes, ont évolué indépendamment, sous l'influence de forces mécaniques variables dues au raccourcissement de la tête. L'un s'y est adapté par une résistance localisée, en conservant un butoir dans l'axe même de l'organe *(Plesiocerata)*, un autre en soutenant la pièce centrale élargie par un bandeau très élastique en vertu de sa courbe et de sa structure *(Limacomorpha)* et un troi-

[1] Sur la figure qu'en donne Attems pour *Gl. javanicus* (1907, fig. XIX, Hy), la gula est visiblement déplacée et son arc fortement déformé; les figures de Silvestri (1911, fig. 73 et 80, A) la représentent bien en place et recouvrant le mentum, mais ayant les contours latéraux, et l'angle postérieur en particulier, trop arrondis, suivant la tendance à styliser propre à cet auteur. Ces défauts affaiblissent la grande analogie de forme avec la gula de *Glomeris*.

sième enfin, par une dilatation et consolidation générale de la pièce centrale au dépens des petites pièces *(Chorizocerata)*. Il est donc erroné de voir dans l'un de ces trois types une transition réelle et générale entre les deux autres ou une étape évolutive vers l'un de ceux-ci. Toutefois, à n'en juger que par l'intrication des caractères, il y a une affinité nettement plus accusée entre les types des

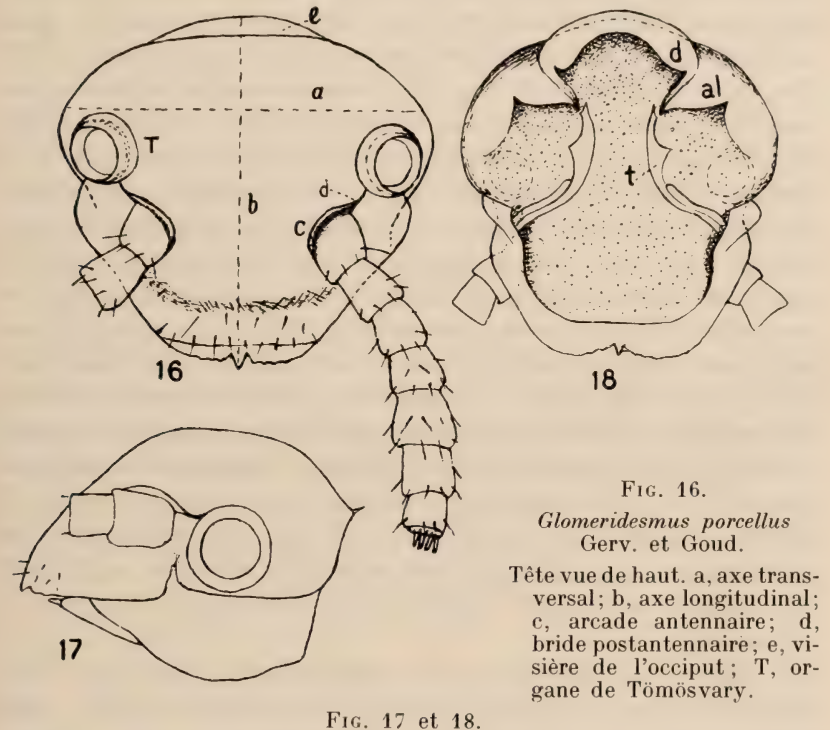


Fig. 16.

Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud.

Tête vue de haut. a, axe transversal; b, axe longitudinal; c, arcade antennaire; d, bride postantennaire; e, visière de l'occiput; T, organe de Tömösvary.

Fig. 17 et 18.

Glomeridesmus indus n. sp. ♂.

Fig. 17. — Tête, vue de profil.
Fig. 18. — Tête; capsule céphalique, cavité intérieure; d, diaphragme nuccal; al, apophyse latérale; t, tentorium.

Plesiocerata et des *Limacomorpha*, alors que celui des *Chorizocerata* a évolué dans un sens plus franchement divergent.

Les mandibules des Limacomorphes (voir Silvestri 1903, p. 46, fig. 52, pour *Glomeridesmus* et 1911, fig. 71, 72 pour *Termitodesmus*) concordent avec celles de *Glomeris* en ayant le tronc bombé, élastique, dépourvu d'arêtes et de facettes, mais sans

traces d'une division transversale et restant membraneuse sur la face interne.

La capsule céphalique des *Glomeridesmus* frappe par son faible degré d'incrustation calcaire et la grande élasticité des téguments; elle contraste en outre avec celle de *Glomeris* par ses formes arrondies, dépourvues de crêtes ou d'angles et surtout aussi de la forte arête interocellaire de ce dernier genre [1]. Le raccourcissement de la tête (fig. 16, 17) est peu prononcé, son axe transversal (*a*) à peine plus long que l'axe longitudinal (*b*). A la tête antéropostérieurement aplatie des *Plesiocerata*, les *Glomeridesminae* opposent un profil presque uni (fig. 17). La région occipitale régulièrement voûtée rappelle celle des *Proterandria;* son bord postérieur (fig. 17, 18) est surmonté d'une étroite visière en croissant (*e*) et puis se développe vers l'intérieur sous forme d'un diaphragme (*d*), le « Nackenphragma ». Le bord intérieur arqué de celui-ci ne porte pas l'apophyse médiane des Glomérides; ses deux apophyses latérales, réunies en forme de feuille lancéolée (al), sont rabattues vers l'intérieur et vers l'avant en direction d'un tentorium (t) grêle et faible. Le vertex n'est pas marqué intérieurement par une crête sagittale, et une apophyse clypéolabrale de la duplicature du clypeus, présente chez *Glomeris*, fait défaut chez *Glomeridesmus*. Vue extérieurement, l'incision latérale part à peu près du milieu du bord de la capsule. Elle coïncide avec un étranglement de la tête et monte obliquement, en se perdant dans un pli de la peau qui se fait souple entre la fosse antennaire et l'organe de Tömösvary.

Il résulte de cette description sommaire que la tête des *Glomeridesminae* (celle des *Termitodesminae* est moins bien connue) se distingue de celle des *Oniscomorpha* par ses téguments moins rigides, sa forme moins fortement raccourcie, le faible modelé de sa surface et le développement amoindri de son système endosquelettique.

Cette moins-value générale correspond certainement à un effort musculaire réduit par rapport aux *Oniscomorpha*, où non seulement

---

[1] Attems (1907, S. 106, Taf. I, Fig. 4) indique pour *Glomeridesmus javanicus* une fine ligne transversale en deux arcs, entre le front et la vertex.

la morphologie de la tête, mais encore celle du collum et du 2me tergite sont fortement sous l'influence de l'enroulement en boule. Les Limacomorphes, qui en sont incapables, fournissent ainsi une contre-épreuve à l'appui de la théorie biomécanique de Verhoeff, exposée dans Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierr., Diplopoda I.

Cependant, le gnathochilarium de *Glomeridesmus* (voir p. 153) présente des structures dues à l'action mécanique, en même temps que la tête est relativement ramassée et donne de profil l'impression d'une incurvation plus ou moins forcée de la région clypéolabrale (voir notre figure 17 et Pocock, 1894, pl. 37, fig. 2*a*). D'autre part, la figure 2 de Pocock, représentant un animal comme on le trouve au moment de la capture, est fort suggestive. Faute d'enroulement en sphère, le corps est légèrement ployé, mais la tête et les tergites voisins sont fortement courbés en crosse, dans une attitude qui doit nécessairement comporter des pressions et des tractions sur certaines parties de la capsule céphalique. Le gnathochilarium, en particulier, en serait affecté, quoique dans un degré plus faible que n'est celui des *Oniscomorpha* par le fait de leur enroulement. Il se pourrait que l'observation prolongée du vivant nous fournisse des renseignements plus précis sur cette attitude de repos comme sur des habitudes que nous ignorons peut-être encore.

C. Les extrémités.

La morphologie des extrémités doit à Brolemann, 1898, la découverte du dimorphisme des coxosternites qu'il appelait « Lames ventrales ». Réduit à l'étude d'un seul exemplaire, il confondit à cette occasion la paire antérieure et la paire postérieure de chaque double segment ; les indications P. 15 va et P. 16 va de sa figure 14, planche 20, sont par conséquent à intervertir. La même erreur a glissé dans la description de *Glomeridesmus javanicus* donnée par Attems, 1907, page 109. Par contre, Silvestri a décrit et figuré ce cas unique dans la classe des Diplopodes de façon correcte pour *Gl. ortonedae* Silv. (1903, p. 106 et p. 125, fig. 163 et 164). Sur nos deux espèces également, c'est la paire antérieure (nombre pair) de chaque diplosomit qui a le bord externe du coxosternit coupé en angle émoussé et la paire postérieure (nombre impair) qui

l'a distinctement convexe[1]. C'est la postérieure également qui parfois est « évasée en cornet sur la face interne » (Brolemann). Ce cornet abrite en effet des sacs coxaux rétractiles, ou *vesicula*, que Silvestri trouva chez *Termitodesmus* sur les pattes postérieures, correspondant aux nombres impairs de la 7me à la 31me. Cette répartition caractérise probablement l'ordre tout entier. Nous l'avons pu confirmer en tous cas chez nos deux espèces de *Glomeridesmus*. Grâce à son sac coxal, la 31me paire constitue même un point de repère fort utile pour le dénombrement des pattes, opération que la rareté du matériel, l'enchevêtrement des pattes ou l'absence accidentelle fréquente de plusieurs d'entre elles rendent souvent incertaine.

Fig. 19.
Glomeridesmus porcellus Gerv. et Goud., ♀.
Patte de la première paire, vue orale. Sc, syncoxite; Ca, canal apodémateux s'ouvrant en face de *; Pf, préfémur; St, stigmate; P, poche trachéenne.

On peut s'étonner que Verhoeff (1929, pp. 1370-1376), qui essaya de discerner dans l'organisation des Limacomorphes les traits primaires et les traits secondaires, n'ait pas donné à la présence de ces sacs coxaux une importance capitale parmi ceux de la première catégorie. Ce sont eux pourtant qui établissent les rapports ancestraux entre les *Opisthandria* d'une part, les Colobognathes et les Ascospermophores parmi les *Proterandria* d'autre part. Dans la diagnose de l'ordre que V. donna en 1926, page 28, il n'est pas même fait mention de la présence de sacs coxaux.

Les particularités de la 2me paire de pattes ont été décrites en rapport avec les organes de la ♀ et du ♂ (voir p. 139-144; 146).

Enfin, la modification caractéristique de la 1re paire de pattes, quoiqu'assez bien figurée par Silvestri dans l'iconographie

[1] D'après Silvestri (1911, p. 411, tav. 10, fig. 76, 77) ce dimorphisme serait à peine indiqué dans le genre *Termitodesmus*; mais, son type était-il mûr ?

si riche et si peu connue du *Classis Diplopoda* (Anatome I, 1903, fig. 238) a échappé à tous les autres auteurs. Nous la trouvons presque identique chez les deux espèces, colombienne et hindoue, ♀ ou ♂. Notre figure 19 montre les hanches complètement soudées dans la médiane sur près des trois quarts de leur longueur et séparées par une étroite fente seulement vers le bord apical. Elles forment ensemble une plage musculeuse, gonflée en forme de coussin, mais brusquement aminci en étroit ourlet lamellaire sur les bords latéraux; les bords de la fente, par contre, sont coupés droits. C'est précisément l'épaisseur du syncoxite d'une part, et la différence de ses bords suivant le niveau auquel correspond une coupe transversale d'autre part, qui nous ont permis de reconnaître et intervertir la coupe désignée par Brolemann, 1908, figure 17, comme H3. Elle se retrouve, corrigée, dans notre figure 5, SC1. Ce syncoxite contient, outre des muscles longitudinaux et un muscle croisé allant de sa base vers celle des préfémurs, un tissu interstitiel d'aspect glandulaire auquel correspond vraisemblablement un conduit apodémateux qu'on voit apparaître sur la face orale et aller s'ouvrir après un court trajet sur son bord distal (*). L'état de notre objet n'a pas donné de résultat concluant à la coloration; une étude histologique de ce membre, faite sur du matériel frais et bien fixé, pourrait seule fournir une information sûre concernant les détails de sa structure et de son rôle biologique.

III. CONCLUSIONS ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le premier chapitre de cette étude a été consacré à une revue critique de notes et fragments descriptifs qui ont paru au cours d'un siècle, et plus particulièrement depuis 50 ans, sur un petit ordre de Diplopodes d'apparence assez simple et homogène pour qu'on puisse le supposer bien connu.

Or, quelle fut notre désillusion en constatant à la simple comparaison des textes et figures combien fragile et défectueux avait été le point de départ de nos prédécesseurs et combien vite cette matière fut entachée d'erreurs aussi graves que tenaces, erreurs qui provenaient soit d'observations fausses, soit d'interprétations superficielles ou de conclusions hâtives.

Dans une note récente [1], nous avons retenu, comme étant des plus regrettables par leurs conséquences, celles de ces erreurs qui se rapportent aux attributs morphologiques des sexes et de l'âge. On réalise sans autre tout le trouble, toutes les contradictions et les incertitudes que la confusion sur ces points amène dans la conception d'un groupe et de ses rapports d'affinités. Le préjudice porté ainsi au progrès de la connaissance d'un petit ordre est d'autant plus sensible que ses représentants sont rares et dispersés dans les vastes tropiques, que par le fait de leur vie humicole ils échappent à l'observation directe et qu'ils sont probablement réfractaires à l'élevage. La connaissance de leur structure, la position systématique que l'on assigne à l'ordre repose dès lors uniquement sur l'appréciation de critères tirés de la morphologie et examinés sur des exemplaires dont la conservation et le nombre laissent souvent à désirer. Faudrait-il, dans ces conditions, se défier de toutes les notions générales et de toute classification basées — par la force des choses — sur les seules structures extérieures ? Et devrait-on proclamer, à l'instar de certains biologistes, la déchéance de « l'espèce morphologique », entraînant celle de la zoologie descriptive qui, au dire des mêmes écoles, aurait fait son temps faute de problèmes et de principes ? Ni les grands services que les systèmes basés sur la morphologie ont rendus à la science — les novateurs de la biologie eux-mêmes ne sauraient s'en passer —, ni le renouvellement continu des problèmes prouvant la pérennité de leur tâche, n'autorisent à souscrire à un jugement aussi péremptoire. Aucun ordre de recherches ne saurait échapper à des crises intérieures temporaires, aucun non plus aux déficiences du raisonnement humain, ni à l'apparence fatalement désordonnée de certains travaux d'approche.

Ces réflexions m'ont engagé à voir dans l'échec partiel et relatif de l'effort consacré jusqu'ici aux Limacomorphes un cas extrême et une suite malencontreuse d'accidents, plutôt qu'un symptôme de faillite de méthodes éprouvées. Il a suffi en effet de retourner à la matière même et de la réétudier par les mêmes moyens d'investigation qui furent ceux de nos devanciers, en y mettant quelque persévérance et du sens critique en plus, pour pouvoir

[1] Voir J. Carl, *La différenciation sexuelle des Glomeridesmidae*. C.R. des séances Soc. phys. et hist. nat. de Genève, vol. 58; 1941.

apporter, sur le terrain fraîchement déblayé, des données positives nouvelles, suffisantes pour songer à réédifier. La structure très originale des vulves pédonculées qu'on avait confondues jusqu'ici avec des pénis, la position et les particularités de l'orifice génital du ♂, la constatation, dans ce sexe, de vrais télopodes, en plus d'une dernière paire de pattes atrophiées, puis la mise en évidence des liens étroits qui existent sous ces rapports avec les Glomérides; voilà un ensemble de faits qui grâce à une simple révision morphologique peuvent être considérés comme définitivement acquis à notre connaissance de l'ordre. Tout comme ces faits, la structure intime des pièces buccales, traitée superficiellement jusqu'ici, a permis la discrimination des traits ancestraux communs aux Limacomorphes et aux Glomérides, en même temps que le modelé et les proportions de la tête révélaient l'empreinte secondaire que gravent les habitudes généralisées (l'enroulement des Glomérides par exemple) dans les structures particulières à l'un des deux groupes.

Certes, il serait puéril de donner à ces constatations un sens et une importance dépassant immédiatement le cadre restreint auquel elles se rapportent. Que l'observation directe sur le vivant puisse les modifier ou les compléter [1], que des analyses poussées très loin ou des procédés expérimentaux puissent discerner dans les déductions et abstractions de première venue des erreurs et des lacunes, que l'espèce morphologique puisse être contrôlée et complétée sur les plans physiologique et cytologique, c'est ce qu'un morphologiste sincère sera toujours prêt à reconnaître et à appeler de ses vœux, selon les possibilités. Celles-ci sont nulles pour le grand domaine des fossiles — devrait-on les ignorer pour autant ? — très limitées pour de grands groupes d'animaux récents et même de plantes (champignons supérieurs, p. ex.), étant donné le grand écart des générations, la durée du développement ou l'infécondité en captivité ou culture. Et cependant, le besoin d'enregistrement et d'ordre est le même partout, alors même que le contrôle de la biologie théorique s'adresse presque toujours au même petit nombre de groupes qui s'y prêtent presque sans réserve.

---

[1] Certaines particularités dans la forme des Glomeridesmides avaient fait admettre qu'ils pouvaient s'enrouler en boule (« corpus in globum contractile », SILVESTRI, 1896). La vue des animaux vivants nous a convaincus du contraire. D'autres traits, relatifs à l'aspect et au comportement spécifique, comme la mise à l'abri éventuelle des vulves, le degré de contractilité et protractilité de leur pédoncule, les circonstances de la pariade, etc., ne sauraient être établis que par l'élevage et l'observation directe dirigée suivant les données de la morphologie. Cette ressource est indispensable surtout lorsqu'il s'agit du développement ontogénétique (voir plus loin).

Ayant ramené récemment le polymorphisme des *Thyropygus*, autres Diplopodes de l'Inde méridionale, à la notion d'un « cercle de races », fondée sur des principes de morphologie et de biogéographie solides [1], je me vis reprocher de la part de la génétique l'oubli de recourir à ses méthodes de contrôle, comme si celles-ci étaient applicables en toute circonstance et surtout au cours d'une expédition. Notre étude, dans ce cas, est restée fragmentaire; nous l'avons conduite aussi loin que la base matérielle nous l'a permis et non sans indiquer (*loc. cit.*, 1940, p. 230) en quel point l'intervention de l'expérience (hybridation) eut été désirable. C'est ainsi que se prépare d'ailleurs la base ou plateforme systématique de laquelle partent la plupart des sujets, problèmes et raisonnements de la biologie dite expérimentale. Mais celle-ci, de son côté, ne semble guère se douter de la somme d'observations réelles et minutieuses, du souci de comparaison et d'abstraction qui est déposé sous forme de notions morphologiques et systématiques dans les cadres sur lesquels elle table. Elle a tort de les croire établis une fois pour toutes et d'ignorer sinon mépriser le travail ininterrompu que nécessite la mise au point de ces cadres. A elle seule, l'application du principe de la variation géographique et des cercles de races à la systématique de tous les groupes exigera l'effort de plusieurs générations. Et ce ne sera pas là un travail illusoire. B. Rentsch, un des meilleurs connaisseurs du principe, pouvait affirmer déjà en 1934 (*Kurze Anw. f. zool.-syst. Studien*, p. 5) que l'analyse génétique avait presque toujours démontré la nature héréditaire des caractères de races tirés de la morphologie.

De cette digression, nous revenons à notre étude spéciale et plus particulièrement au chapitre « Aperçu critique » où nous avons fait ressortir les inconvénients qui résultent pour une étude du fait de son départ sans plan ni possibilité de prévision, d'un matériel insuffisant, arrivant au gré de découvertes fortuites, et étudié par des chercheurs inégalement aptes à le mettre en valeur, et enfin du fait d'erreurs d'observation ou d'induction qui faussent son information pour de longues périodes. La paléontologie doit à cette fatalité la lenteur, l'insécurité et l'instabilité de ses progrès et systèmes. En zoologie, les grandes études monographiques qui puisent dans les richesses de la mer sont seules à même de partir d'emblée d'une base matérielle plus ou moins sûre et de suivre une marche méthodique jusqu'au bout. La plupart des autres essais progressent par fragments, passant par une gestation souvent longue, comportant des retours sur eux-mêmes et s'attirant le

---

[1] Voir J. Carl, Arch. des Sc. phys. et naturelles, 145me année, pp. 227-233; 1940. — Id., Revue suisse de Zool., t. 48, pp. 692-711, fig. 199-223 et carte; 1941.

reproche le plus souvent injustifié de stérilité, manque de méthode et de caractère scientifique. La valeur intrinsèque d'une documentation, comme ses lacunes et ses tares, n'apparaissent que lors d'un premier essai synthétique. Celui-ci n'aboutira d'ailleurs que si les documents sont suffisamment nombreux et bien établis [1]. C'est pour ne pas avoir pu s'en assurer, que les premières synthèses de l'ordre des Limacomorphes (ATTEMS, 1926, VERHOEFF, 1926), construites prématurément sur des éléments non révisés, accusent des lacunes, des incertitudes, et enregistrent même de graves erreurs. Dans notre désir de les corriger et compléter, nous fûmes amené à reviser ceux des éléments diagnostiques (« termes ») qui nous semblèrent les moins sûrs (nature, fonction, structures et homologie des organes), à trancher des points restés incertains et à en ajouter d'autres, négligés jusqu'ici. Il s'agit là déjà d'une recherche de second degré de laquelle on peut exiger un plan et une méthode [2]. Les résultats de notre analyse morphologique sont exposés dans le chapitre II et résumés à la page 161.

Il semblerait qu'après avoir épuré et complété la documentation, on devrait passer à la synthèse, qui consisterait en une mise au point de la diagnose de l'ordre. Or, celle-ci ne comprendrait que son aspect statique et négligerait complètement son aspect dynamique, qui constitue le problème de l'ontogénèse. Il se présente pour les Limacomorphes sous forme d'une alternative: Anamorphose ou hémianamorphose ? ATTEMS a cru l'avoir résolu déjà en 1907 par une conclusion tirée de la morphologie (v. p. 136) à un moment où celle-ci était engagée dans une fausse voie. Il admit prématurément pour les *Limacomorpha* le développement par hémianamorphose (anamorphose + épimorphose) qui est le propre des *Opisthandria Oniscomorpha*. Or là, ce n'est que par l'élevage que VERHOEFF a pu l'établir définitivement pour le genre *Glomeris* et fixer les caractères morphologiques qui correspondent aux derniers stades du développement. Ceux-ci

---

[1] Jean SÉNEBIER, botaniste genevois (1742-1809), a déjà insisté sur cette nécessité: « La première règle de la synthèse consiste à définir avec soin les termes qu'on emploie ». Et GŒTHE, morphologiste et philosophe de la nature, exhorta dans le même sens: « Dich im Unendlichen zu finden, lern unterscheiden, dann verbinden ».

[2] C'est au cours de cette phase d'ailleurs que le reviseur subit le charme et l'attrait de la recherche personnelle et peut faire valoir l'intérêt scientifique de son sujet (« méthode des découvertes »).

constituent l'épimorphose qui se déroule après que l'animal a atteint le nombre normal des segments; les stades en question se distinguent entre eux, chez *Glomeris*, surtout par des détails de la forme des télopodes du ♂. Pour les Limacomorphes, on ne saurait admettre l'épimorphose par simple déduction que si l'on découvrait dans le cadre d'un même genre une sériation ontogénétique des télopodes du ♂ semblable à celles que Verhoeff a démontrée chez des Glomérides. Or, de vrais télopodes de *Glomeridesmus* ne sont connus que depuis 1936 (Loomis) et seulement par les deux exemples représentés dans nos figures 9, 10 et 12. Différenciés comme ils sont, ils correspondent sans doute à un stade très avancé *(maturus* ou *maturus senior)*. Ont-ils eu des prédécesseurs ? Rien ne l'indique pour un *Glomeridesmus*. Par contre, la description et les figures que Silvestri (1911, p. 412, 413, tav. 10, fig. 78) a données des télopodes d'un *Termitodesmus*, autre genre de Limacomorphes, semblent se rapporter à un état juvénile de ces organes *(status antecedens* ou *pseudo-maturus)*, donc à un stade de l'épimorphose. L'individu en question avait atteint le nombre normal des segments (21), comme le suppose l'épimorphose; mais *Termitodesmus* est d'autre part un type dérivé qu'on ne saurait généraliser sans quelque risque. Le fait qu'on rencontre souvent des *Glomeridesmus* de 21 segments et 36 paires de pattes (dont deux paires atrophiées), mais dépourvus de télopodes et d'ovipositeurs, indique une lacune et un arrêt dans le processus de maturité qui peut être suivi, soit d'une épimorphose, soit de l'apparition brusque de télopodes définitifs du type des fig. 10 et 12. Enfin, le cas le plus troublant est celui d'un individu de *Gl. porcellus* de 21 segments, chez qui nous avons trouvé à la deuxième hanche déjà les différenciations caractéristiques du ♂ (calice sexuel), mais pas trace de télopodes. Loomis, au contraire, prétend que le ♂ de *Gl. jenkinsi* dont les télopodes (voir fig. 9, 10) semblent correspondre au stade *maturus* (de l'échelle établie par Verhoeff pour *Glomeris*) ne comptait que 20 segments, contre 21 chez « toutes les femelles ». La seule conclusion qu'on puisse tirer de ces échecs et indices contradictoires est l'impuissance de la morphologie comparée à établir l'ontogénèse de façon sûre par simple déduction et sans qu'elle puisse s'appuyer au moins sur un exemple prouvé par l'expérience de l'élevage.

Il y a là une première raison pour le prolongement des recherches analytiques. Une seconde raison de ce sursis réside dans la répercussion que notre révision morphologique aura sur l'étude de la systématique des Limacomorphes. Le rang d'ordre et l'originalité de ce groupe ne lui sont pas disputés; nous les avons même renforcés. Mais l'élément le plus important que nous ayons ajouté à la documentation, soit la différenciation sexuelle, se rapporte jusqu'ici uniquement aux *Glomeridesminae.* N'ayant pas pu réviser la morphologie de la sous-famille des *Termitodesminae*, que nous avons des raisons de croire fondée sur du matériel immature, nous ignorons tout de la structure si importante des organes extérieurs de la ♀ et de l'aspect achevé de ceux du ♂. Tout en laissant en suspens cette question fondamentale et avec elle une diagnose complète de l'ordre et de la famille, nous approuvons la subdivision en deux sous-familles, celle des *Glomeridesminae* et celle des *Termitodesminae.* Cette dernière est fondée essentiellement sur la forme des tergites, des pattes et des appendices des téguments; mais, faute d'une connaissance exacte de l'organisation sexuelle, nous devons tenir largement compte de l'empreinte morphologique due à la vie termitophile de ce second groupe. Quant aux coupes sous-génériques *Termitodesmus* et *Ceylondesmus* Verh., basées sur le même principe, elles devancent trop la connaissance des deux espèces auxquelles elles se réfèrent et méritent d'être ignorées. Il en est de même, dans la sous-famille *Glomeridesminae*, des noms génériques *Zephroniodesmus* Poc. pro *Gl. sumatranus* Poc. et *Javadesmus* Verh. pro *Gl. javanicus* Att.; les deux noms sont fondés sur des espèces tout à fait insuffisamment connues, la dernière d'ailleurs immature (voir p. 136). Elles n'intéressent plus qu'en tant que témoins de la présence de l'ordre aux Iles de la Sonde. Quant à son représentant dans l'Inde méridionale, *Gl. indus* n. sp., il ne trahit pas, dans l'état actuel de nos connaissances, une souche différente de celle de la branche américaine. Nous le conservons donc dans le genre *Glomeridesmus* Gerv. en attendant qu'on puisse se rendre mieux compte de l'importance taxonomique qui revient aux télopodes. Les deux exemples que nous en donnons dans nos fig. 9, 10 et 12 permettent de conclure pour les *Glomeridesminae* à la préséance de la différenciation des télopodes sur les caractères tirés des téguments, qui sont très uniformes dans cette sous-famille. En conséquence, toutes les

espèces décrites jusqu'à présent, à l'exception de *Gl. jenkinsi* Loomis, n'intéressent qu'au point de vue de la répartition du groupe, des limites de taille, du dessin et d'autres caractères tout à fait secondaires. *Gl. jenkinsi* pourra être reconnu à ses télopodes caractéristiques en même temps qu'à la forme triangulaire de l'organe de Tömösvary et au nombre des segments, qui serait de 20 chez le ♂ type [à vérifier], mais de 21 chez « toutes les femelles ». Si les deux exemples de télopodes actuellement connus nous autorisent à proclamer leur importance systématique de principe, il faut s'en remettre à des observations et découvertes futures pour préciser le degré de cette importance et le moment auquel elle intervient. Le même problème s'est posé jadis pour les *Plesiocerata* (*Glomeridae* s. lat.) que nous avons reconnus comme étant les plus proches parents des Limacomorphes. Nous rappelons, en vue d'une hypothèse par analogie, les résultats fort intéressants d'une analyse pénétrante faite par Brolemann sur les Glomérides [1]. Il a été amené à distinguer sur les télopodes de ce groupe trois sortes d'apophyses, soit: un prolongement fémoral, des appendices digitiformes et des sacs membraneux, qui d'après leur coexistence, leur incompatibilité ou leur degré de développement se groupent autour de quatre types, caractéristiques d'autant de familles. Il est fort probable que les deux seuls termes connus pour les télopodes des Gloméridesmides, l'un américain, l'autre oriental, que le hasard fait voisiner dans cette étude, aient chacun leur place à part dans un système de différenciation semblable à celui des *Plesiocerata*. Il n'y a donc pas de raison, soit de les comparer entre eux, soit de les opposer d'avance à d'autres termes en créant des coupures supérieures à celle de l'espèce, unité indispensable pour leur enregistrement.

Une nouvelle source d'erreurs ou d'incertitude pour la classification pourrait résulter de la confusion des derniers stades ontogénétiques dans le cas où il y aurait épimorphose. C'est là que réside le doute concernant le type ♂ de *Termitodesmus ceylonicus* Silv. dont la 37me paire de pattes est si peu différenciée.

La très grande importance systématique que nous accordons aux télopodes doit être reconnue en principe aux vulves égale-

---

[1] *Biospeologica*, XXXI. *Glomerides.* Arch. de Zool. exp. et gén., t. 52, pp. 387-445, pl. XV-XIX; 1913.

ment. Elle serait, étant donnée la beaucoup plus grande fréquence de la ♀, d'une application pratique beaucoup plus aisée. Mais les fonctions plus élémentaires et le type qu'elles représentent, très spécial et unique dans toute la série des Diplopodes, font admettre à priori une différenciation spécifique et générique très limitée. Elle s'est avérée identique dans les deux types, américain et oriental, que nous avons étudiés. BROLEMANN (1898, p. 258) dit de l'espèce interprétée par lui comme *Gl. porcellus* Gerv. et Goud. qu'elle se distingue du *Gl. marmoreus* Poc. par « les cannelures du pénis [*recte* pédoncule de la vulve!] qui paraissent ne pas exister chez l'espèce de Saint-Vincent ». Or une différenciation sur ce point est d'autant moins probable que les rainures en question correspondent à des membranes souples, constituant une condition essentielle de la grande flexibilité de ce pédoncule. Quoi qu'il en soit, la différenciation éventuelle de la vulve pédonculée doit faire l'objet d'un contrôle attentif, pour lequel on trouvera dans nos figures 1 à 4 une base de repère tout indiquée.

Ces figures, ainsi que celles de BROLEMANN (1898) sur le même sujet, sont attribuées à *Gl. porcellus*. Or, il s'agit là d'une interprétation et d'un nom consacré par l'usage, car le génotype historique de *Glomeridesmus* n'est pas reconnaissable et une première tâche de la systématique renaissante consisterait précisément à donner au genre un type (topotype si possible) réunissant pour les deux sexes un maximum de précision morphologique au moins.

Ce désir indique bien l'état de désordre et d'inconsistance dans lequel la systématique des Limacomorphes se débat encore après un siècle d'un aventureux développement. Il justifiera aussi la longueur donnée à ce chapitre par lequel nous avons surtout voulu lancer à la systématique un rappel à la méthode et au sens critique, ainsi qu'une mise en garde contre le manque de persévérance dans l'analyse et la hâte de créer des noms, erreurs qui conduisent à des classifications fantômes. Quant à ceux qui, tendancieux ou impondérés, critiquent tout ordre de recherches qui n'est pas le leur, ils trouveront dans ce fragment maint exemple de l'effort sans gloire que la morphologie et la systématique exigent de ceux qui les cultivent dans un esprit simplement objectif.

Tome 49, nos 6 à 17. — Juin 1942.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Freiburg, den 28. und 29. März 1942

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Fribourg les 28 et 29 mars 1942

No 6. **Adolf Portmann.** — Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.

Die Frage nach den Zusammenhängen zwischen dem Ablauf der Ontogenese und der morphologischen Wertigkeit hat sich ergeben aus dem seit längerer Zeit angestrebten Versuch, die Erscheinungen der postembryonalen Entwicklung der Vögel und der Säuger zu überblicken und die Bedeutung der eigenartigen Jugendformen des Nesthockers und des Nestflüchters, die in beiden Gruppen von Warmblütern vorkommen, tiefer zu erfassen.

Bisher sind lediglich manche Eigenheiten der Nestflüchter biologisch ausgelegt worden, sei es als Anpassungscharaktere (wie etwa Schutzfärbungen), sei es als Erkennungszeichen für die Alttiere oder als Wiederholung von Ahnenzuständen des Haar- oder Federkleides im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes (so etwa die Längsstreifung im Jugendkleide mancher Vögel und Säuger). Alle diese Versuche geben ein unbefriedigendes Gesamtbild. Einerseits sind sie im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes unternommen, das in seiner ursprünglichen Form ohnehin nicht gilt, und für dessen richtigen Kern man heute nach zutreffenderen Formulierungen sucht; anderseits lassen alle bisherigen Deutungen die seltsamen Gestalten der Nesthocker ausser Betracht.

Seit längerer Zeit haben wir in der Zoologischen Anstalt in Basel es unternommen, die postembryonale Entwicklung (und die mit ihr zusammenhängenden Erscheinungen der Embryonalperiode) vergleichend-morphologisch zu überblicken und vorerst für die Vögel, aber unter steter Berücksichtigung der Phänomene bei Säugern, ein verworrenes Stück biologischer Wirklichkeit klarer zu überschauen und die Grundlage zu seiner Ordnung zu suchen.

Ausgangspunkt für jeden Vergleich ontogenetischer Tatsachen ist die Sicherheit über die gestaltlichen Beziehungen der verglichenen Reifeformen, die Orientierung also über Beziehungen, wie

sie das „System“ darzustellen sucht. Die Anordnung der Gruppen in diesem System sucht deren gestaltliche Wertigkeit auszudrücken; sie folgt, soweit sie nach rein morphologischen Grundsätzen durchgeführt wird, etwa dem Prinzip der aufsteigenden Reihe zunehmender gestaltlicher Mannigfaltigkeit oder dem der Anordnung in Reihen von typusnahen zu spezialisierteren, typusferneren Gestaltungen in den Fällen, wo keine zunehmende Komplikation feststellbar ist.

Die morphologische Wertigkeit gibt die Ranghöhe im System sowie den Spezialisierungsgrad einer Form an; ihre wissenschaftliche Bestimmung ist so objektiv wie die Erfassung der Wertigkeit chemischer Elemente; nur ist sie methodisch schwieriger, entsprechend der viel grösseren Kompliziertheit des biologischen Objektes.

* * *

Die nachfolgende Übersicht beschränkt sich auf die vergleichende Darstellung zweier Grossgruppen von Vögeln, der *Alectoromorphae* und der *Coraciomorphae* im Sinne GADOWS; die Untersuchungen, die ihr zugrundeliegen, umfassen aber auch heute schon die anderen grossen Gruppen des ornithologischen Systems. Die Auswahl erfolgt, weil die genannten Gruppen extreme Ausbildungsgrade beider Jugendzustände, der Nestflüchter und der Nesthocker umfassen und ausserdem die Extreme der Cerebralisation, einen Umstand, dessen tiefere Gesetzmässigkeit wir im Folgenden zu zeigen hoffen.

Da es gegenwärtig keine wohlfundierte und von den massgebenden Ornithologen anerkannte systematische Ordnung der Vögel gibt und noch weniger eine solche, die als Bild einer Rangordnung gelten könnte, so mussten wir einen ersten Versuch in dieser Richtung selber anbahnen, um so ein Bezugssystem zu erlangen, mit dem die ontogenetischen Erscheinungen sinnvoll verglichen werden konnten. Eine ausführliche Darstellung dieses Ordnungsversuchs ist in Vorbereitung; hier wird nur über einige Grundfragen orientiert.

Die Frage nach der morphologischen Wertigkeit der Vogelgruppen wurde zunächst eingeengt zu einer Frage nach der Rangordnung; es wurde also vorerst auf die Berücksichtigung

des Spezialisierungsgrades weitgehend verzichtet. Die Klärung der Rangordnung aber erfolgte durch die Ermittlung des Cerebralisationgrades: das Gehirn stellt das dominierende Organ der Zentralisation des Tierkörpers sowie der Umweltbeziehungen dar.

Nach vielen Versuchen, über die hier nicht berichtet werden kann, wurde als Mass für die Ranghöhe ein Index der Telencephalisation gefunden, den wir als Hemisphärenindex bezeichnen.

Wir vergleichen in diesem Index die Hemisphärenmasse als Ausdruck der Komplikation des Gehirns, besonders auch der Umweltbeziehungen, mit einem andern Gehirnteil, der in gewissen Grenzen als Repräsentant der Körpergrösse dienen kann, nämlich mit dem nach Abtragung der Hemisphären, der Corpora bigemina und des Cerebellums übrigbleibenden „Stammrest". Da aber dieser Stammrest, wie die Messungen zeigen, bei gleicher Körpergrösse selber von der Ranghöhe abhängig ist, so benützen wir den Stammrest, der sich auf Grund aller Erfahrungen als der geringste unter den uns zugänglichen Vogelgruppen erwiesen hat, d. h. den der Hühnervögel. Der Hemisphärenindex ist also der Quotient aus

$$\frac{\text{Hemisphärenmasse X}}{\text{Stammrest des gleich grossen Hühnertypus}}$$

Die Tabelle 1 gibt diesen Index für die beiden Grossgruppen der Alectoromorphen und Coraciomorphen, soweit wir die einzelnen Ordnungen untersuchen konnten. Das Ergebnis ist klar: Unter den Alectoromorphen herrschen die rangniederen Gruppen vor; die Indices liegen alle unter 10, und die Hühnervögel weisen die niedrigsten Zahlen auf. Unter den Coraciomorphen aber dominieren die Indices über 10; wenn auch einzelne Gruppen niedrige Werte aufweisen, so sprechen doch die Werte für Spechte, Eulen, Papageien und Rabenvögel deutlich für die Ranghöhe dieser Gruppen.

Zugleich aber geht aus dieser Übersicht hervor, dass im Allgemeinen die Jugendform des Nestflüchters bei den Vögeln den rangniederen Typen, die des Nesthockers aber den ranghöheren Typen zugeordnet erscheint, eine erste Feststellung, welche einer morphologischen Ordnung der Ontogeneseverhältnisse als sichere Grundlage dienen muss.

Tabelle 1.

Grossgruppe	Ordnung	Hemisphären-Indices (Grenzwerte)	Jugendzustand
Alectoromorphae	Grues	8,84— 9,17	Nestflüchter
	Ralli	3,84— 5,39	
	Laro-Limicolae	3,65— 5,22	
	Galli	**2,36— 3,67**	
Coraciomorphae	Columbae	3,24— 3,36	Nesthocker
	Cuculi	5,37	
	Macrochires	3,91— 4,35	
	Passeres	6,31—17,95	
	Fringillidae	6,89—11,62	
	Paridae	8,48—13,63	
	Corvidae	**10,36—17,95**	
	Striges	**11,14—17,27**	
	Picinae	**12,63—14,61**	
	Wendehals	6,47	
	Psittaci	**10,62—26,86**	

Wir suchen nunmehr nach der Beziehung zwischen der Ranghöhe und der ihr zugeordneten besonderen Jugendform. Dabei lassen wir uns, um einen Ansatz für unser Eindringen in diesen Fragenkomplex zu gewinnen, von der Tatsache leiten, dass der Entwicklungsweg für ein ranghohes Gehirn viel beträchtlicher ist als der für das rangniedrige Organ, sodass, ähnliche Wachstumsprozesse vorausgesetzt, der ranghohe Vogel viel später in der Ontogenese erst einen Zustand der Gehirnausbildung erreichen kann, der als dem Erwachsenen einigermassen entsprechend bezeichnet werden kann. Daraus würde folgen, dass der rangniedrige Vogel schon früh in seinem Verhalten der Reifeform gleichen kann, was wir tatsächlich beim Nestflüchter beobachten, dass dagegen der ranghohe Typus während längerer Zeit durch abweichendes Verhalten charakterisiert bleiben muss: eine Annahme, welche in der Beobachtung des Nesthockers ihre Bestätigung findet. Um aber diese Verhältnisse schärfer zu erfassen, haben wir nach einem Mass für den Entwicklungsabstand gesucht, der den Schlüpfzustand der Vögel von der Reifeform trennt. Ein brauchbares Mass fanden wir in der „Vermehrungszahl", d. h. in der Zahl, die angibt, wieviel Mal ein Hirnteil in der postembryonalen Zeit seine Masse

Tabelle 2.

Vermehrungszahl

Stammrest			Hemisphären	
	2,2	Coturnix	3,41	
		Gallus (Zwergform) . .	3,89	
		,, (Leghorn) . . .	4,29	
	3,9	Phasianus colchicus . .	5,38	
	4,2	Meleagris	6,49	
	3,8	Numida	4,17	
	2,06	Vanellus	3,29	
		Rallus	3,23	
	3,5	Columba		9,25
	3,9	Micropus		9,18
	2,9	Troglodytes		8,79
5,0		Parus major		19,42
	4,2	Turdus merula		13,88
4,4		Sturnus		19,01
5,7		Coloeus		37,42
6,5		Pica		27,93
6,1		Corvus corone		33,37
		Melopsittacus		16,94
5,4		Jynx		21,85

vermehrt (Tab. 2). Diese Zahl variiert für den Stammrest bei den untersuchten Formen von 2,2 bis 6,5; dabei liegen die Werte

für Nestflüchter zwischen 2,2 und 4,2
,, Nesthocker ,, 2,9 ,, 6,5

Viel drastischere Werte aber ergeben die Hemisphären, die ja auch für die Ranghöhe entscheidend sind: die Vermehrungszahl für die Hemisphärenmasse liegt zwischen 3,3 und 33,37,

für Nestflüchter zwischen 3,23 und 6,49
,, Nesthocker ,, 8,79 ,, 37,42

Man könnte einwenden, dass die hohen Vermehrungszahlen für Nesthocker dadurch verursacht sind, dass diese Formen meist früher das Ei verlassen, dass also der Ausgangszustand für den Vergleich nicht voll vergleichbar sei. Dass dieser Umstand nicht entscheidend sein kann, zeigt ein Vergleich der gleich schweren Schlüpfzustände bei der Wachtel und dem Alpensegler (Tab. 3):

Tabelle 3.

	Totalgewicht beim Schlüpfen (ohne inneren Dottersack)	Totalgewicht des Gehirns	Brutzeit
Wachtel	4,5 g	0,289 g	17 Tage
Alpensegler	4,2	0,125	20 ,,

Der Alpensegler, ein typischer Nesthocker, baut in längerer Embryonalzeit viel weniger Gehirnmasse auf als die Wachtel. Diese Tatsache weist uns aber auch nachdrücklich darauf hin, dass wir unsere Voraussetzung von der ähnlichen Wachstumsweise in der Frühperiode modifizieren müssen. Und zwar muss diese Modifikation in einem ganz unerwarteten Sinne erfolgen! Angesichts der bedeutenden Massenentwicklung des Gehirns bei ranghohen Vögeln ist man zu der Erwartung berechtigt, dass hier bereits in der Embryonalentwicklung eine im Vergleich zu rangniedrigen Formen viel grössere Gehirnmasse auf den Schlüpfzeitpunkt hin aufgebaut werde. Die ermittelten Werte zeigen aber das Gegenteil (Tab. 4): bei vergleichbarem Schlüpfgewicht kommt

Tabelle 4.

	Stammrest	Hemisphären	Schlüpfgewicht	
Coturnix . . .	0,068	0,122	4,5	Nestflüchter
Sturnus . . .	0,048	0,069	4,6	Nesthocker
Turdus merula	0,054	0,084	4,7	Nesthocker
Phasianus . .	0,17	0,39	19,3	Nestflüchter
Vanellus . . .	0,17	0,38	14,1	Nestflüchter
Corvus corone	0,12	0,197	13,5	Nesthocker
Coloeus . . .	0,065	0,124	7,4	Nesthocker
Columba . . .	0,11	0,120	11,5	Nesthocker

dem ranghöheren Typus das geringere Hirngewicht zu, wobei der Hemisphärenanteil ganz besonders zurücksteht. Es sei nochmals betont, dass der Unterschied der Brutzeit allein nicht für diesen auffälligen Unterschied verantwortlich gemacht werden kann. In der Tabelle 5 ist derselbe Tatbestand noch etwas erweitert durch den Vergleich mit anderen Organen und durch prozentuale Darstellung. Der prozentuale Anteil der Augen am Schlüpfgewicht variiert bei Nesthockern und Nestflüchtern in ähnlicher Weise; bei den Nesthockern ist aber der Anteil des

Tabelle 5.

	Augen	Hirn	Darm	Totalgewicht	
	(in % des Totalgewichts)				
Coturnix	5,48	6,19	9,66	4,58	Nestfl.
Rallus	4,53	6,16	10,51	8,85	
Chrysolophus . . .	5,11	5,31	8,77	14,08	
Phasianus	4.19	4,16	6.49	19.31	
Micropus melba . .	6,12	3,11	14,64	4,19	Nesth.
Sturnus	4,03	3,21	14.09	4,66	
Coloeus	5,48	3,57	12,15	7,44	
Corvus corone . .	5,06	3,02	13,10	13,56	
Columba	4,94	2,92	10,33	11,49	

Darmsystems gesteigert, der des Gehirns sehr vermindert, und zwar bei Vertretern von verschiedenem Körpergewicht im gleichen Sinne.

Durch diese Begünstigung des Hirnwachstums beim rangniedrigen Vogel wird für Nestflüchter ein Schlüpfzustand erreicht, der relativ rasch den Komplikationsgrad der Adultform im Gehirnbau verwirklichen kann und der deshalb schon früh in Bewegungsart und Nahrungsaufnahme dem Erwachsenen gleicht und der im Extrem bei den Megapodiden schon beim Verlassen der Eihüllen selbständig ist. Ein solcher Jugendzustand ist ein relativ selbständiges, harmonisches System und entspricht dem für die Reptilien charakteristischen, im Schlüpfmoment völlig selbständigen Jungtier.

Der hohe Cerebralisationsgrad der ranghohen Vögel macht es von vornherein unmöglich, dass sie im Schlüpfmoment -- bei vergleichbaren Brutzeiten — einer Harmonie nahe sind, wie sie der Adulttypus zeigt. Eine länger dauernde disharmonische Entwicklungsphase ist hier von vornherein gegeben. Dieser Jugendzustand ist von vornherein unselbständig, und er wird erst zu einem harmonischen System durch die im Bauplan der Gruppe vorgesehene Mitwirkung der Eltern in der gesamten Entwicklungsperiode. Der abhängige Jugendzustand des Nesthockers erscheint als Korrelation zum komplizierten Gehirnbau der ranghohen Vögel.

Die Beziehung zwischen der Gestaltungshöhe einer Vogelgruppe und ihrem Ontogenesetypus tritt uns jetzt klarer entgegen: die rangniedrigen Gestalten sind vom Schlüpfmomente an weitgehend selbständige Wesen, was sich äussert in der relativen Harmonie

ihrer Körperbildung und in der frühen Entwicklung des Gehirns. Ranghohe Formen dagegen sind beim Schlüpfen notwendigerweise disharmonisch, eine Harmonie wird auf der höheren Stufe des überindividuellen Zusammenhangs von Eltern und Jugendform verwirklicht. Die komplizierten Instinkte der Brutfürsorge, des Nestbauens, Fütterns und Kotwegtragens etc. sind einerseits ein Teil der hohen Telencephalisation der Altvögel, zugleich aber auch die notwendige Voraussetzung der ontogenetischen Entwicklung eines so hohen Cerebralsystems. Diese komplizierte Wechselwirkung muss jedem Biologen vor Augen stehen, der sich anschickt, die Ontogenesen ranghoher Tiergruppen zu erforschen und sie einem grösseren Sinnzusammenhang einzuordnen.

Die Einsicht in die notwendige Disharmonie der Entwicklungsstadien ranghoher Vögel lässt uns die Eigenart des Nesthockerzustandes besser verstehen. Wir haben in einer Reihe von Untersuchungen, die im Litteraturverzeichnis zusammengestellt sind, die wichtigsten dieser Merkmale schärfer zu bestimmen versucht.

So ist in der Basler Zoologischen Anstalt die Genese des Gefieders eingehend studiert worden, wobei sich wertvolle Aufschlüsse über den Zusammenhang der Ranghöhe mit der Ontogenese ergeben haben. Wir haben festgestellt (vor allem Gerber 1939), dass in den beiden hier diskutierten Grossgruppen die erste Anlage des Gefieders in auffällig übereinstimmender Weise erfolgt. Etwa vom 7. Bruttage an entstehen die Anlagen der späteren Konturfedern als 1. Federfolge in sog. „Zentren", d. h. in Hautbezirken mit einer besonderen Symmetrie der Anlagen, in denen von einem Zentrum aus die Verbreitung der Anlagen in zeitlicher Abstufung erfolgt. Etwas später bildet sich die zweite Federfolge, die Anlage der späteren Dunen, und als letzte Folge die der Fadenfedern. Besonders wichtig ist die viel zu wenig beachtete Feststellung, dass die erste Federfolge bereits sehr früh ihre definitive Ausbreitung vollendet und die endgültige Zahl der späteren Konturfedern anlegt. Das ist bei *Gallus* bereits am 13. Tag der Embryonalentwicklung der Fall, bei *Fulica* am 13.—14., bei *Vanellus*, *Sterna* und *Larus* am 14. Bruttage. Auch die zweite Folge, die Dunen des erwachsenen Vogels, sind um dieselbe Zeit als Anlagen bereits vollzählig vorhanden.

Auch bei den Sperlingsvögeln erfolgt die Anlage in entsprechender Art, aber beträchtlich rascher. Unveröffentlichte Beobachtungen

von Brodmann zeigen, dass bei der Amsel bereits am 10. Tage die erste Folge (die Konturfedern) ihre volle Anlagenzahl erreicht hat.

Alle diese frühen Bildungsprozesse laufen bei Nesthockern und Nestflüchtern der untersuchten Gruppen gleichartig ab. Dies muss besonders hervorgehoben werden, da man doch oftmals die Nesthocker einfach als „nackt" taxiert und dabei von der meist unausgesprochenen Annahme ausgeht, dass sich ihr Gefieder erst später „bilde". Dies ist ein Irrtum; die Beobachtung zeigt eine Übereinstimmung der Gefiederentwicklung bei sehr verschiedenen Vogelgruppen, welche die fundamentale Gleichartigkeit der genetischen Grundstruktur des Vogeltypus in sehr eindrücklicher Art vor Augen führt. Erst die späteren Phasen der Gefiederentwicklung sind verschieden; wir betrachten hier einige dieser späteren Varianten.

Den einfachsten Fall repräsentieren die Megapodiden, die nicht umsonst auch den selbständigsten Jugendzustand aufweisen: alle Federanlagen wachsen direkt zu dem jeder Federfolge entsprechenden Federtypus aus. Die ersten Konturfedern sind ohne Dunenspitzen; es sind echte Konturfedern, deren basaler Dunenteil besonders stark ausgebildet ist. Das ist der primäre Bildungsgang einer vogeltypischen Hautstruktur: direkte Ausbildung des adulten Formzustandes ohne alle Umwege.

Die eigentlichen Hühner sowie die anderen Nestflüchter der *Alectoromorphae* zeigen dagegen einen zusätzlichen Bildungsprozess, indem die Spitze der Anlagen von allen drei Federfolgen dunenartig umgebildet wird. Dies muss als Differenzierung eines einfacheren ontogenetischen Prozesses betrachtet werden.

Bei einer ranghohen Gruppe mit Nesthockern finden wir diese umwegige Entwicklung des ersten Gefieders extrem gesteigert: bei den Eulen (siehe Bussmann 1937). Hier bilden sich die Spitzen der auswachsenden Kontur- und Dunenfedern in zwei scharf begrenzten Perioden der Differenzierung zu zwei Serien von Nestlingsdunen aus, denen dann erst die definitive Feder folgt. Der Zusammenhang zwischen Ontogenese und Ranghöhe ist wieder sehr deutlich: dem ranghohen Adulttyp der Eulen entspricht der differenziertere Entwicklungsgang der Körperdecke. Zugleich tritt im Vergleich zu dem jetzt zu schildernden Verhalten der übrigen Coraciomorphen die Sonderstellung der Eulen deutlich hervor.

Die meisten Coraciomorphen zeigen nämlich ihre Ranghöhe durch eine ganz andere Art ebenfalls umwegiger Differenzierung an: auf frühen Papillenstadien steht das Wachstum der Federanlagen still, und sie werden mittels Überwachsung durch einen Ringwulst unter die Oberfläche der Haut versenkt. So erscheint diese Haut tatsächlich „nackt", während doch die Anlagen des gesamten Gefieders in ihr bereits vorgebildet sind. Diese Umweg-Entwicklung kann nur einen Teil (den grössten Teil übrigens) des Gefieders betreffen, wobei sich einzelne Anlagen wie bei Nestflüchtern zu Nestlingsdunen umbilden. Das ist bei sehr vielen Passeres der Fall. Bei anderen Sperlingsvögeln, sowie bei den Macrochires und anderen verwandten Gruppen erfasst der vorübergehende Wachstumsstillstand dagegen alle Federanlagen. Der Unterbruch des Wachstums, der zusätzliche Vorgang der völligen Einsenkung unter die Haut und die Differenzierung bei vielen Sperlingsvögeln in zwei verschiedene Federtypen zeigen den sekundären besonderen Charakter dieses Geschehens deutlich an.

Der Zusammenhang, in den diese eigenartige Erscheinung einzuordnen ist, muss noch genauer ergründet werden. Immerhin lassen unsere bisherigen Untersuchungen erkennen, dass es sich um einen der Vorgänge handelt, mittelst deren der notwendig disharmonische Keim ranghoher Vögel in den überindividuellen Zusammenhang von Alt- und Jungtier eingefügt ist. Bei der gegebenen Begrenzung des embryonalen Nährmaterials im terrestrischen cleidoischen Ei verlangt die starke Bevorzugung eines Organs, wie sie bei Nesthockern dem Darm zuteil wird, eine Kompensation. Ein Glied dieser kompensierenden Vorgänge ist das Zurückstellen der Gehirnbildung, ein anderes das vorübergehende Stillstehen der Federentwicklung ! Dass sich dabei eine beträchtliche Verschiebung in der Verwendung der Baustoffe ergibt, mögen die folgenden Zahlen zeigen, welche den sehr verschiedenen Anteil des Integuments an der Trockensubstanz des eben geschlüpften Keims bei gleichem Schlüpfgewicht belegen (Tab. 6):

Tabelle 6.

Gewicht des Integuments ohne Hornbildung von Schnabel und Füssen

	frisch	trocken
Wachtel	0,533 g	0,211 g
Star	0,745	0,075

Es muss bereits hier auf einen bedeutungsvollen Unterschied in der Entwicklung der Vögel und der Säuger hingewiesen werden: infolge der steten Nahrungszufuhr durch den Mutterkörper besteht beim Säugerembryo nicht derselbe Zwang zu kompensatorischer Oekonomie, wie er im terrestrischen Ei der Vögel vorliegt — ein Gegensatz, den die physiologischen Untersuchungen der Embryonalentwicklung und die Versuche der Deutung der Ontogenesen wohl beachten müssen.

Aber der Vorgang des Versenkens von im Wachstum sistierten Federkeimen muss noch in einem anderen Zusammenhang beachtet werden. Wir beobachten bei ranghohen Gruppen der hier untersuchten Vogeltypen, dass trotz der Notwendigkeit einer langen „Embryonalzeit" für das wichtige Zentralnervensystem die Eiperiode nicht etwa verlängert ist, sondern dass sie im Gegenteil bei manchen Gruppen, so bei der Mehrzahl der Spechte und der Sperlingsvögel, relativ kurz bemessen ist. Dadurch trifft der Schlüpfzeitpunkt manche wichtige Organsysteme in einem frühen Bildungszustande, in dem der hohe Wassergehalt der wachsenden Organteile noch nicht auf eine Luftexposition abgestimmt ist. Die stillgelegten Federanlagen sind solche embryonalen Organe: sie werden denn auch entsprechend unter die Oberfläche versenkt. Aber auch die grossen Sinnesorgane, besonders Auge und Ohrregion, sind in der gleichen Lage und des gleichen Schutzes bedürftig. Ich habe bereits in früheren Arbeiten mehrfach auf diese Schutzbedeutung des Lid- und Ohrverschlusses bei Nesthockern hingewiesen (Portmann 1938*a*, 1939) und muss hier auf jene Darstellungen verweisen. Dagegen muss die Tatsache hervorgehoben werden, dass der Nesthockerzustand bei den Säugern, der dem der Vögel auf den ersten Blick so auffällig gleicht, sich dadurch bedeutsam unterscheidet, dass der Verschluss der Hauptsinnesorgane intensiver ist und nicht bloss durch dichtes Aneinanderlegen zweier Hautfalten, sondern durch volle epitheliale Verwachsung zustandekommt.

Überblicken wir nun die Ontogenese der ranghohen Vögel nochmals im Zusammenhang, so muss uns auffallen, dass der notwendigen Beteiligung der Altvögel die embryonal bereits feststellbare Steigerung der Darmproportion im Schlüpfzustande korreliert ist: es entsteht so bereits früh die Möglichkeit intensivster Ernährung des abhängigen Jungtiers, eine Möglichkeit, der auch die Ausbildung des so wichtigen transitorischen Organs des Schnabel-

wulstes sowie des Sperrinstinktes zugeordnet ist. Entsprechend erscheinen denn auch die Wachstumsprozesse der Jungen von ranghohen Vögeln stark verändert gegenüber dem relativ langsamen und gleichförmigen Wachstum der Hühnervögel (siehe darüber Portmann 1938 *b* und Holzapfel 1939, sowie Sutter 1941).

Durch die planmässige, harmonische Zuordnung von Alt- und Jungtier in einem überindividuellen Gefüge wird eine Intensität der postembryonalen Entwicklungsprozesse beim Jungvogel ermöglicht, wie sie bei einem relativ selbständigen Jungtier nie verwirklicht ist. Diese Beschleunigung der Entwicklung drängt einen Entwicklungsgang auf kurze Zeit zusammen, der um ein vielfaches länger sein müsste, wenn das Wachstum des ranghohen Vogels sich nach dem Modus von rangniedrigen, etwa von Hühnervögeln, vollzöge.

Die Eigenart des Entwicklungsganges der ranghöheren Vögel erscheint aber erst im Vergleich mit dem der Säuger in vollem Ausmasse. Denn die Säugetierentwicklung führt uns eine völlig andere Lösung des Problems der ontogenetischen Gestaltung eines ranghohen Tierkörpers vor ! Bei den Säugern — wir beschränken uns hier auf die Gruppe der *Eutheria* — ist der Entwicklungsgang mit kurzer Embryonalzeit und Nesthockerzustand bei der Geburt den rangniederen Stufen zugeordnet. Wir begegnen dieser Ontogenese bei den Insectivoren, vielen simplicidentaten Nagern und den Musteliden unter den Carnivora. Auch ist sie mit einem primären Merkmal der Tetrapodenontogenese korreliert, mit der hohen Zahl der Jungen. Die Ausbildung des ranghohen Säugers wird aber nicht durch eine Komplikation dieses für Säuger primären Werdeganges mit Nesthockern, also etwa durch eine kompliziertere Beteiligung der Eltern an der Brutpflege erreicht, wie bei den höher organisierten Vögeln, sondern dadurch, dass ein bedeutender Teil der Entwicklungsvorgänge, die in dieser komplizierteren Postembryonalzeit ablaufen müssten, in den Mutterkörper verlegt wird: eine auffällige Verlängerung der Tragzeit, das ist die Lösung der ranghohen Säuger (Portmann 1938 *b*). Sie gewährt dem Jungen die geschützte, behütete Zeitspanne zusätzlicher Entwicklung, die ein höher organisiertes Zentralnervensystem als notwendige Korrelation fordert. Dass die Ontogenese mit langer Tragzeit bei

den Säugern den sekundären Modus darstellt, zeigt ihre auffällige Korrelation mit dem sekundären Merkmal der auf 1 oder 2 reduzierten Zahl der Jungen, ferner ihr Vorkommen bei den ebenfalls als sekundäre Stufe anerkannten Säugern mit microsmatischem Gehirnbau, so bei den Robben, Walen, und den höheren Primaten. Noch viel drastischer aber als alle diese Umstände demonstriert ein wenig beachtetes Merkmal den sekundären Charakter des Entwicklungsganges mit langer Tragzeit: die epitheliale Verwachsung der Augenlider und des Gehörganges (oft auch des Randes der Ohrmuschel)! Diese Umbildungen, die nur im Zusammenhang mit der Geburt auf früher Entwicklungsstufe sinnvoll verstanden werden können, kehren in den Entwicklungsgängen der Nestflüchter unter den Säugern wieder. Der Säuger mit langer Tragzeit durchläuft einen Formzustand der Nesthockerstufe, offenbar weil die genetische Grundlage des Säugertypus diesen Zustand als den primären in sich einschliesst.

Überblicken wir nunmehr die Ontogenese der Amnioten rasch in ihrem Zusammenhang, so wird die Entsprechung zwischen Ranghöhe und Ontogenesetypus sehr deutlich.

Den primären Typus der Individualentwicklung zeigen die Reptilien, bei denen stets eine der Reifeform ähnliche und selbständige Jugendform das Ei verlässt. Dieser frühen und völligen Selbständigkeit entspricht auch der sehr geringe Cerebralisationsgrad der ganzen Gruppe. Auch die Komplikation durch Viviparität ersetzt bei den Kriechtieren lediglich die Entwicklungszeit der Eier nach ihrer Ablage, beeinflusst aber nicht etwa die eigentliche postembryonale Zeit.

Nur *ein* Amniotentyp schliesst in seinem Entwicklungsgang an diese Gruppe an: es sind die rangniedrigsten Vögel mit relativ selbständigen Nestflüchtern, wobei die primärsten Zustände bei manchen Megapodiden zu finden sind (freilich gerade nicht bei jenen, deren eigenartige „Brutöfen" immer ganz besonders beachtet worden sind und die extremere Spezialisierungen eines viel reptiliennäheren Grundtypus sind).

Die ranghohen Vogelgruppen zeigen dagegen als Korrelation zu ihrer bedeutenden Cerebralisierung eine Ontogenese mit völlig abhängigen Jungtieren, wobei die Mitwirkung der Altvögel ein morphologisch wie physiologisch bedeutsamer obligatorischer Teil des Entwicklungsgeschehens ist.

Für die Säugetiere fehlt der Anschluss an die Verhältnisse bei Reptilien vollständig. Die Stellung der *Monotremata* ist schon in der reinen Systematik der Reifeformen umstritten; die ontogenetischen Zustände weisen der Gruppe vollends eine ganz isolierte Sonderstellung zu, die keine Möglichkeit der vergleichend-morphologischen Klärung der Frühentwicklung bei Säugern bietet. Ebenso wie die Definition der Säuger durch die Einfügung der Monotremen zu einer unhaltbar verschwommenen wird, so wird auch durch die gewaltsamen Versuche, die Monotremen-Ontogenese als Übergang zwischen Reptilien und Säugern zu postulieren, die Einsicht in die schwer zu erfassende Sonderart der frühen Säugerentwicklung unnötig erschwert. Es wäre hohe Zeit, einzusehen, wie wenig Sicherheit alle auf diesem Gebiet vorgebrachten Ansichten uns bieten!

Die Entwicklung der Marsupialier und die der Eutherien zeigt in ihren rangniedrigsten Stufen bereits eine Ontogenese mit Nesthockern und mit starker Anteilnahme des Muttertiers an der postembryonalen Entwicklung (Beutelleben, Nestbau, Saugzeit) vergleichbar den Verhältnissen bei ranghohen Vögeln. Ranghohe Säuger überschreiten auch diese Stufe durch die lange Tragzeit, in der intrauterin das Nesthockerstadium durchlaufen wird. Ihre Jungtiere sind sekundäre Nestflüchter: sekundär im Vergleich zu den Extremen der primären Nestflüchter bei Vögeln, indem das Junge noch sehr lange von der Muttermilch völlig abhängig bleibt, und sogar besondere für diese Periode bedeutungsvolle Organe aufweisen kann, wie die nur für den Milchweg bestimmte Schlundrinne der Wiederkäuer.

Braucht es noch eines weiteren Hinweises, um die enge Beziehung zwischen der Ranghöhe eines Wirbeltiertypus und der Eigenart seiner Ontogenese zu demonstrieren, so mag ein Blick auf die Sonderstellung des Menschen dazu dienen. Schon die rein massenmässige Entwicklung unseres Gehirns übertrifft um das 3½-fache die der gestaltverwandten Anthropoiden, ganz abgesehen davon, dass mit dem Massenunterschied noch nicht das volle Ausmass des Cerebralisationsgrades erfasst werden kann. Diesem Grade der Gehirngestaltung entsprechend müssten wir nach der Säugerregel eine Verlängerung der Tragzeit über die bei den Anthropoiden beobachteten Verhältnisse hinaus erwarten. Ich habe bereits an anderer Stelle auf die Eigenart dieser Verhältnisse

hingewiesen (Portmann 1941 *a*, *b*) und kann hier nur feststellen, dass statt der Tragzeitverlängerung beim Menschen ein ganz anderer Modus eintritt: das Menschenkind repräsentiert den Zustand eines sekundären Nesthockers, den einzigen Fall dieser Kategorie unter den Wirbeltieren und der Ausnahmesituation des Menschen in dieser Einzigkeit durchaus entsprechend! Die besondere, sekundäre Natur dieses Nesthockerzustandes dokumentiert sich in dem Umstand, dass der menschliche Keim im Uterus das Stadium des primären Säuger-Nesthockers mit dem Verschluss der Sinnesorgane durchläuft und dass sich später noch intrauterin die Sinnesorgane öffnen, also die Nestflüchterstufe erreicht wird. Die besondere Bedeutung dieses Geburtszustandes und seine Beziehungen zur Herausbildung der besonderen psychischen Eigenart des Menschen habe ich bereits andernorts hervorgehoben. Hier soll nochmals mit Nachdruck betont werden, dass gerade im Sonderfall des Menschen die Eigenart der Ontogenese sehr deutlich den Zusammenhang mit seiner Ranghöhe nachzuweisen erlaubt. Die Tab. 7 fasst noch einmal anschaulich zusammen, wie sich uns die in der vorliegenden Studie hervorgehobene Korrelation von Ranghöhe und Ontogenese bei den Amnioten darstellt. Alle diese Stufen stehen in klarer Beziehung zur steigenden Cerebralisation, damit auch zur Steigerung der Ge-

Tabelle 7.

Rangstufe (Cerebralisationsgrad)	Sauropsida	Mammalia	Organisation des Jungtiers
V	—	Mensch	sekundärer Nesthocker
IV	—	ranghohe Säuger	sekundärer Nestflüchter
III	ranghohe Vögel	rangniedrige Säuger	primäre Nesthocker
II	rangniedrige Vögel	—	primäre Nestflüchter
I	Reptilien	—	primäre Nestflüchter

staltungshöhe und der Eigenständigkeit der Gestalt gegenüber der Umgebung. Man kann den Ontogenesetypus eines Tiers mit sehr verschiedenen Masstäben messen; aber einer der wichtigsten ist bisher zu wenig berücksichtigt worden: eben die Beziehung zur Ranghöhe. Die Ontogenesen sind in erster Linie Korrelationen zum gruppentypischen Bauplan und als solche in ganz besonders enger Beziehung zur Cerebralisation der Gruppe. Die Berücksichtigung dieser wichtigen Korrelation gibt auch die Möglichkeit, die Ordnung der Entwicklungsweisen nach einem objektiven Masstabe vorzunehmen und nicht nach einer in Hinsicht auf wissenschaftliche Sicherheit doch sehr viel ungewisseren Auffassung von der erdgeschichtlichen Evolution einer Tiergruppe (Geigy und Portmann 1941). Am zugänglichen Material unserer Gegenwart müssen wir die Kriterien für unsere Ordnung gewinnen — zu diesem zugänglichen Material gehören wohl die Fossilreste der Vergangenheit, nicht aber die Ontogenesen jener Tiergestalten (wenn wir von wenigen, oft sehr anfechtbaren Indizien absehen).

Wir skizzieren hier erst die Umrisse eines Bildes, an dem wir an einigen Stellen im Bereiche der Vögel bereits etwas weiter gearbeitet haben. Es war die Absicht dieser überblickenden Darstellung, einem Zusammenhange nachzugehen, dessen volle Erfassung das Verständnis für sehr viele eigenartige Phänomene der höheren Ontogenesetypen ermöglichen wird. Durch die vertiefte Beachtung dieser Beziehung zwischen Ontogenese und morphologischer Wertigkeit einer Form wird der Blick des Biologen auch wieder hingeleitet zu einer der grossen Tatsachen, welche uns die Organismen vor Augen stellen, zur Hierarchie der Tiergestalten und damit zu Problemen, deren grösstes und schwerstes die Interpretation des systematischen Zusammenhangs der Formen, die Deutung des natürlichen Systems ist.

Im Schatten dieser grossen Aufgabe liegt auch das Arbeitsfeld, dem ein Teil der Aktivität der Basler Zoologischen Anstalt gilt und von dem diese Darstellung in gedrängtem Form zu berichten versucht.

LITERATUR

1937. Bussmann, J., *Biologische Beobachtungen über die Entwicklung der Schleiereule.* Schweiz. Arch. f. Ornith., Bd. 1, H. 9.

1939. Gerber, A., *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 46, Nr. 7.

1941. Geigy, R. und Portmann, A., *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwiss., Bd. 29, H. 49.

1939. Holzapfel, M., *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars.* J. f. Ornith., Bd. 87, H. 4.

1935. Portmann, A. und Gerber, A., *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 42, Nr. 2.

1935. Portmann, A., *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoret., Bd. 1.

1938*a*. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse de Zool., 45, Nr. 6.

1938*b*. —— *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem*, I. und II. Bio-Morphosis, Bd. 1.

1939. —— *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern.* Rev. Suisse de Zool., 46, Nr. 12.

1941*a*. —— *Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 48, Nr. 11.

1941*b*. —— *Die biologische Bedeutung des ersten Lebensjahres beim Menschen.* Schweiz. Mediz. Wochenschr., Bd. 71, Nr. 32.

1940. —— und Sutter, E., *Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 47, Nr. 11.

1941. Sutter, E., *Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Wendehalses.* Schweiz. Arch. f. Ornith., Bd. 1, H. 11.

(Zoologische Anstalt der Universität Basel).

Nº 7. Mlle **Kitty Ponse.** — Sur la digamétie du Crapaud hermaphrodite (note préliminaire)[1].

Comme je l'ai montré l'année passée, j'ai pu établir l'existence de mâles et de femelles dans la descendance de trois crapauds

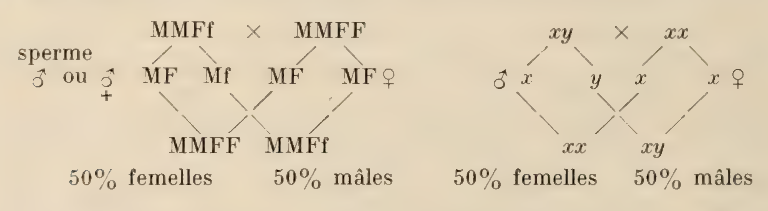
[1] Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

hermaphrodites ayant fécondé des œufs de femelles normales. Cette année, quatre nouveaux cas viennent s'ajouter à ceux-ci.

Ce fait est contraire à ce qu'a observé Witschi sur deux grenouilles hermaphrodites (1923).

Les proportions sexuelles observées dans la descendance issue de ces croisements doivent établir si le sujet est un animal génétiquement mâle ou de constitution héréditaire femelle, selon les hypothèses suivantes:

1re hypothèse: l'hermaphrodite est un mâle; le croisement est alors exactement superposable à une fécondation normale:



Il doit y avoir égalité des sexes dans la descendance.

2me hypothèse: l'hermaphrodite est une femelle; cela revient à croiser deux sujets femelles entre eux:

FFMm × FFMm — *xy* × *xy*

sperme FM Fm FM Fm — *x* *y* *x* *y*

1 FFMM (♂) + 2 FFMm (♀) + FFmm (léthal) — 1 *xx* + 2 *xy* + 1 *yy*

Ce croisement doit donner deux fois plus de femelles que de mâles.

Or les résultats que j'ai obtenus pour quatre de ces croisements (trois autres de 1926 ne m'ont donné que des chiffres insuffisants) montrent nettement que c'est la première hypothèse qui est exacte:

				Total
♀	3	145	139	284
	9	93	84	177
	7	81	71	152
	F	45	47	92
		364 ♂ :	341 ♀ sur	705 individus

Il y a un très léger excès de mâles, la sex-ratio étant de 1,07 mâles : 1 femelle.

Par conséquent cette expérience apporte la preuve de la nature génétique mâle du crapaud hermaphrodite.

La contre-épreuve de l'homogamétie et de la digamétie mâle devra être fournie par les croisements inverses (œufs d'hermaphrodite × sperme de mâle normal) et surtout par l'auto-fécondation. Toutefois ces expériences se heurtent à des difficultés techniques dues à la nature et à l'évolution de ces sujets hermaphrodites.

Evolution des hermaphrodites adultes.

Tandis que l'hermaphrodisme est rarissime chez les crapauds de race italienne (aucun cas observé personnellement parmi des milliers d'individus), très rare dans la race genevoise (trois cas sur des milliers de sujets), il est par contre extrêmement fréquent dans la race habitant le Salève (1200 m.) et celle qui se reproduit dans l'eau particulièrement froide de l'Aire à Lully (canton de Genève): 46 hermaphrodites sur 200 examinés de la race du Salève; 15 hermaphrodites sur 182 crapauds mâles de la race de Lully.

Dans ces deux cas, la zone ovarienne intercalée entre les organes de Bidder et les testicules est de taille très variable, mais jamais aussi accentuée que chez les sujets genevois hermaphrodites; leurs oviductes sont aussi beaucoup plus rudimentaires et fréquemment asymétriques.

Après castration testiculaire, l'ovogenèse s'effectue normalement au cours de l'été, si bien qu'au printemps suivant l'animal possède un ovaire rempli d'œufs mûrs. Toutefois, les oviductes sont alors insuffisamment développés et l'expérimentateur se trouve devant le dilemme suivant: laisser se produire l'ovulation sans que l'animal puisse émettre ses œufs, ce qui entraîne leur résorption avec complications péritonéales et mort à plus ou moins brève échéance, ou ne pas laisser se produire la ponte ovulaire, ce qui provoque l'atrésie *in situ* des ovocytes dans l'ovaire, obstacle de plus en plus fort aux pontes ultérieures. Par contre, dans ce cas, on obtient un développement graduel des oviductes.

Les essais de stimulation des oviductes par l'injection d'hormones femelles de Mammifères sont restés vains, le crapaud se montrant réfractaire à ces hormones [1]. De plus, l'administration

[1] C. R. Soc. Physique et Hist. Nat., 58, nº 2, Genève, 1941.

de folliculine à un sujet pourvu de ses ovaires entraîne l'atrésie de ceux-ci par la voie indirecte de l'inhibition de la sécrétion hypophysaire.

Le testicule semble être le facteur inhibiteur de l'ovogénèse, surtout de la vitellogénèse, par suite de sa grande sensibilité aux hormones gonadotropes préhypophysaires. Ce problème est de nature quantitative. Les hermaphrodites de race genevoise possèdent de volumineux ovaires et un ou deux très petits testicules; leurs oviductes sont très développés. Leurs ovaires présentent de nombreuses atrésies pigmentaires attestant des phénomènes de vitellogénèse. Il me semble actuellement indiqué d'essayer de diminuer la masse testiculaire chez les sujets hermaphrodites de la race de Lully, de façon à ce qu'elle ne constitue plus un obstacle intégral à l'évolution complète d'une partie des ovocytes, même si ceux-ci doivent dégénérer sans avoir été pondus; on obtiendrait ainsi une évolution progressive des oviductes avant d'entreprendre l'expérience cruciale.

Par la greffe de fragments de testicules de ces hermaphrodites sur d'autres sujets castrés j'espère obtenir une sorte de culture *in vivo* de leur sperme qui pourra me servir plus tard à des essais d'autofécondation artificielle. La fécondation des œufs péritonéaux n'est pas possible chez le crapaud. Malheureusement il s'agit d'homogreffes et leur reprise ne se réalise que dans un faible pourcentage des cas, spécialement dans la race envisagée.

Par l'une ou l'autre de ces méthodes j'espère pouvoir un jour réaliser ces croisements qui doivent compléter ceux que je publie aujourd'hui. On voit donc à quelles difficultés pratiques se heurte une expérience théoriquement facile et élégante.

Particularités de la descendance.

Notons que les sujets mâles issus de ces croisements présentent quelques anomalies.

a) Chez 11 mâles, la zone de la mésogonade est particulièrement développée, tandis que la zone mâle est proportionnellement raccourcie. Cette mésogonade, de structure ovarienne typique, existe normalement chez tous les crapauds à la métamorphose, entre l'organe de Bidder larvaire et le testicule. Le grand développement

de cette zone (unilatérale ou bilatérale) pourrait correspondre à la genèse de futurs hermaphrodites adultes.

b) Quelques mâles présentent dans le parenchyme testiculaire des lacunes qui ne correspondent pas à de véritables poches ovariennes creusées dans les cordons sexuels du rete, mais qui traduisent un développement déficient du testicule.

c) Un assez grand nombre de mâles ont une ou plusieurs enclaves femelles dans le sommet de leurs testicules, sous formes de nids de gonocytes en prémiéose. La précocité de cette prémiéose est l'une des caractéristiques servant à diagnostiquer l'évolution ovogénétique, alors qu'elles ne survient que trois ans plus tard dans le testicule.

Je considère ces enclaves comme résultant d'un isolement accidentel au cours de l'ontogénèse d'ilots de la mésogonade, par suite du chevauchement des deux territoires [1].

Ces particularités ont du reste été retrouvées dans les pontes issues de sujets non hermaphrodites, à la fois dans la race u-Salève et dans celle de Lully. Elles semblent toutes deux appartend au type semi-différencié où une certaine tendance bir sexuée se manifeste dans la bandelette génitale et où la difféi-renciation testiculaire est lente, peu franche.

C'est peut-être la nature génétique semi-différenciée de ces races qui permet l'apparition fréquente de l'hermaphrodisme, favorisé ou non par un développement à basse température dans la nature. Ces anomalies de développement, signalées plus haut, ont toutefois été observées aussi dans les cultures de têtards maintenus entre 13° et 20° C.

Conclusions.

L'hermaphrodisme observé dans ces races doit avoir une base génétique de semi-différenciation sexuelle. Il pourrait être favorisé dans sa réalisation phénotypique par un élevage à basse température. Les hermaphrodites en question sont héréditairement des sujets mâles. Il s'agit maintenant de savoir s'ils sont homozygotes ou hétérozygotes.

(Travail de l'Institut de Zoologie Expérimentale de l'Université de Genève).

---

[1] K. Ponse: *Régénérats testiculaires atypiques et masculinisation tardive chez le Crapaud.* Bull. Biol. France et Belgique, LXV, 1931.

No 8. **Anne-Marie Du Bois**. — Colloïdopexie élective des cellules conjonctives de l'Escargot.

Les colloïdes d'origine exogène ou endogène circulant dans l'organisme animal et qui lui sont nuisibles sont fixés par les éléments d'un système particulier de défense, le système réticulo-endothélial, découvert par Aschoff et Landau en 1913. Au point de vue histologique, le système réticulo-endothélial se compose de différents types cellulaires épars dans l'organisme et qui jouissent tous des mêmes propriétés fonctionnelles. Les quatre éléments principaux de ce système, chez l'homme et les vertébrés supérieurs, sont: les cellules endothéliales à caractères embryonnaires, c'est-à-dire les cellules endothéliales des sinusoïdes du foie (cellules de v. Kupffer), de la rate, de la moelle osseuse; les cellules des tissus réticulaires de la rate et des ganglions lymphatiques; les histiocytes ou macrophages du tissu conjonctif et enfin les grands monocytes de sang. Dans certains cas pathologiques, d'autres éléments cellulaires peuvent être mobilisés par l'organisme et acquérir les propriétés caractéristiques des éléments du système réticulo-endothélial.

Ces éléments jouissent tous de la propriété fondamentale d'absorber, de concentrer et de retenir les substances colloïdales électronégatives circulant dans l'organisme. Cette fixation des colloïdes est désignée sous le terme de colloïdopexie ou athrocytose. La plupart de ces éléments sont en outre capables de phagocytose et sont tous très actifs au point de vue biochimique; ils élaborent les anticorps et sont donc les éléments essentiels de l'immunité.

Le système réticulo-endothélial a surtout été étudié chez l'homme et les animaux de laboratoire (rat, cobaye, lapin); depuis 1913, un très grand nombre de travaux expérimentaux, en clinique et en pathologie, ont été consacrés à ce sujet. La technique expérimentale la plus fréquemment employée est l'injection de colorants colloïdaux dans la circulation, le derme, etc. L'étude du système réticulo-endothélial des vertébrés, exception faite des quelques mammifères cités, n'a pas été entreprise systématiquement et présente d'énormes lacunes, surtout en ce qui concerne les vertébrés inférieurs. Le système réticulo-endothélial des invertébrés est plus

mal connu encore; il existe un grand nombre de travaux basés sur des injections de colorants colloïdaux variés à des animaux appartenant à des groupes les plus divers des Achordata, mais l'extrême variété des techniques employées ne permet guère d'en tirer des conclusions d'ordre général.

Chez les mollusques gastéropodes, le phénomène de colloïdopexie a été mis en évidence par les travaux de deux auteurs. A la fin du siècle dernier, Cuénot publiait les résultats de ses recherches sur la physiologie du foie et les phénomènes d'excrétion chez les mollusques. A cette époque, la nature des colorants colloïdaux était encore inconnue et l'auteur avait injecté à des escargots toute une série de colorants divers, colloïdaux et non colloïdaux, afin d'étudier leur élimination par l'organisme. Il avait été frappé par le fait que certains colorants, tels que le carminate d'ammoniaque, se fixaient dans des cellules spéciales du tissu conjonctif, les cellules de Leydig, au lieu d'être normalement éliminés par le rein ou par le foie. Nos connaissances actuelles sur les colloïdes nous permettent d'interpréter ces résultats comme un phénomène d'athrocytose. Goldner, en 1929, mit en évidence la colloïdopexie chez l'escargot après injection d'encre de Chine. Il constata la présence dans le tissu conjonctif de cellules athrocytaires comparables aux histiocytes du système réticulo-endothélial des vertébrés supérieurs, en fit l'étude cytologique et décrivit leur néoformation après blocage par injections répétées.

Dans nos expériences, nous avons abordé le problème sous un autre angle, celui de la colloïdopexie élective exercée par les différentes cellules du conjonctif. Nous avons injecté à des escargots de l'espèce *Tachea nemoralis* des colorants colloïdaux différents par la taille de leurs micelles. Dans ces expériences préliminaires, nous avons choisi deux cas extrêmes: le bleu Trypan d'une part, dont les micelles ont un diamètre de 6,5 Å [1] et l'encre de Chine colloïdale pour injection Grübler, pour laquelle la grandeur micellaire n'a pas été exactement déterminée, mais qui doit être à la limite de la visibilité (aux environs de 1000 Å). Les injections ont été faites dans la partie postérieure du pied de l'animal, les quantités injectées variant de 0,2 à 0,5 cm^3 — concentration du bleu Trypan 0,2%, encre de Chine diluée au quart.

---

[1] Les diamètres micellaires sont cités d'après Gérard et Cordier.

Nous avons pratiqué trois séries d'expériences:

1° Injection de bleu Trypan, à 10 animaux;

2° Injection d'encre de Chine, à 10 animaux;

3° Injection mixte (quatre parties de bleu, une partie d'encre de Chine), à 5 animaux.

Les escargots ont été sacrifiés quatre à sept jours après l'injection et l'autopsie montre que la masse conjonctive du pied, le foie et le manteau ont toujours fixé les colorants. Au point de vue histologique, le tissu conjonctif de l'escargot est caractérisé par de grosses cellules vésiculeuses, dites cellules de Leydig, qui peuvent, lorsqu'elles sont dilatées, atteindre 25 à 30 μ de diamètre. Elles sont riches en glycogène et conditionnent la turgescence de l'animal. Elles sont surtout nombreuses dans le pied où elles forment la masse centrale, enchevêtrées à des faisceaux musculaires; elles jouent un rôle de soutien comparable à celui d'une corde. Ces cellules jouissent en outre de propriétés athrocytaires et captent les colloïdes à petites micelles, c'est-à-dire le bleu Trypan. Le colorant flocule à l'intérieur de la cellule formant des sphérules de tailles variables. Le carminate d'ammoniaque, dont le diamètre micellaire est de 10,2 Å, donc un peu supérieur à celui du bleu Trypan, est également fixé par les cellules de Leydig, comme l'a montré Cuénot. Les colloïdes à très grosses micelles, encre de Chine, sont captés par un autre type de cellules conjonctives, morphologiquement tout à fait comparables aux histiocytes du système réticulo-endothélial des animaux supérieurs. L'encre de Chine ne forme jamais de grosses sphérules à l'intérieur de la cellule histiocytaire, elle reste à l'état de fines granulations qui pénètrent dans toutes les ramifications de la cellule, dessinant ainsi sa forme étoilée. Cette fixation élective des deux colorants par deux types cellulaires différents se manifeste plus nettement encore dans les expériences d'injections mixtes. On peut alors observer, sur la même coupe, des cellules de Leydig bourrées de sphérules bleues et des cellules réticulaires plus ou moins gorgées de granulations noires. Si cette fixation élective des colorants colloïdaux est vraiment conditionnée par la différence de la taille de leurs micelles et non par une autre de leurs propriétés physico-chimiques, on pourrait s'attendre à ce que les cellules réticulaires

soient capables, en cas de non fonctionnement des cellules de Leydig, de fixer aussi les colloïdes à petites micelles. Nous avons réalisé cette expérience en bloquant les cellules de Leydig par injections répétées de bleu Trypan — une injection quotidienne pendant quatre à cinq jours, animaux sacrifiés trois à quatre jours après la dernière injection.

Dans le tissu conjonctif du pied, où les cellules de Leydig sont très nombreuses, nous n'avons jamais réussi à les bloquer complètement. Par contre, dans les travées conjonctives du foie, où elles sont assez rares, nous avons trouvé ça et là quelques cellules réticulaires bourrées de granulations bleues. Ces cellules sont donc bien capables dans des conditions exceptionnelles de capter les colloïdes à petites micelles et la colloïdopexie élective est très probablement en rapport direct avec la taille des micelles. Il faut noter enfin que, dans les cellules réticulaires, le bleu Trypan est fixé sous forme de fines granulations bleues; il ne forme jamais de grosses sphérules comme dans les cellules de Leydig. Cette capacité de floculation du colorant semble due à sa réaction vis-à-vis du milieu cellulaire propre à la cellule de Leydig.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1892. Cuénot, L., *Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés* Arch. Biol., T. 12, p. 683-740.

1934. Gérard, P. et Cordier, R., *Sur le rapport existant entre le maximum d'athrocytose et la dimension des particules résorbées dans les néphrons ouverts.* C. R. Soc. Biol., T. 115, p. 199-202.

1929. Goldner, J., *Contribution à l'étude du tissu réticulo-endothélial de l'escargot.* C. R. Soc. Biol., T. 101, p. 749.

1929. —— *Quelques propriétés des cellules réticulo-endothéliales de l'escargot.* C. R. Soc. Biol., T. 101, p. 1075.

(Institut d'Histologie et d'Embryologie, Ecole de Médecine, Genève).

N° 9. **Gian Töndury.** — Über den Bauplan des fetalen Schädels.

Die moderne anatomische Forschung ist bestrebt, den Bau der Organe des passiven Bewegungsapparates aus ihrer funktionellen Inanspruchnahme zu erklären. So haben sich bereits mehrere Autoren über den funktionellen Bau des menschlichen Schädels geäussert. Benninghoff hat mittels der Spaltlinienmethode die Konstruktion des Neurocranium analysiert; Bluntschli und Popa haben sich mit den Verhältnissen an der *Dura mater cerebri* beschäftigt. Sie kommen zum Schluss, dass Dura und Schädelknochen eine funktionelle Einheit darstellen. Die Zusammengehörigkeit der beiden Baubestandteile der Hirnkapsel kommt in klarer Weise beim Neugeborenen und kleinen Kinde zum Ausdruck. Hier ist der Schädel besonders elastisch; Schädelskelet und Durafasern müssen so ineinandergreifen, dass sie imstande sind, sowohl dem Wachstumsdrang des Gehirns, als auch mechanischen Faktoren, die von aussen her am Schädel angreifen, zu widerstehen. Es ist nun besonders reizvoll, die Entwicklung dieser beiden zusammengehörigen Teile des menschlichen Schädels zu untersuchen.

Kokott 1933 untersuchte als erster den Bauplan des fetalen Schädels an menschlichen Embryonen aus dem 2. und 3. Schwangerschaftsmonat. Er führt die Form des fetalen Schädels auf die Gesetze einer Gewölbekonstruktion zurück und unterscheidet in seiner Entwicklung zwei Phasen. In der ersten bilden sich charakterische Fasern aus, die später zu den Gewölbeträgern gehören und die unter dem Einfluss des Schädelbinnendruckes entstanden sind. Dieser veranlasst die Gewölbekonstruktion. In der zweiten Phase kommt es zur Ausbildung von lokalen Spannungsfeldern zwischen den einzelnen Gewölbeträgern. So kommt es zur Bildung der Ossifikationszentren. Diese stellen gleichzeitig Spannungsmaxima dar, während Fontanellen und Nähte Orte geringerer Spannung sind. Die Gewölbekonstruktion besteht aus einem sagittalen und zwei frontalen Bögen. Der sagittale besitzt zwei, die frontalen je drei Wachstumszentren. *Falx* und *Tentorium* müssen als Versteifungszonen angesehen werden.

Kokott hat nur diese jungen Stadien untersucht, ohne die besonderen Verhältnisse an Knochen und Dura zu berücksichtigen. Ich habe, gemeinsam mit meinen beiden Schülern, C. Deggeler und K. Witzig, ausgehend von der Darstellung von Kokott, an einer grösseren Reihe von Feten verschiedener Altersstufen die Verhältnisse an Schädel und Dura untersucht. Die Untersuchungen wurden unter Zuhilfenahme der Tuschestichelungsmethode und des polarisierten Lichtes ausgeführt.

Benninhoff hat sich der Tuschestichelungsmethode für die Untersuchung der Architektur des Schädels des Erwachsenen bedient. Sie besteht darin, dass eine spulrunde Ahle senkrecht in die zu untersuchende Substanz hineingedrückt wird. Nach dem Herausziehen hinterlässt sie eine feine Spalte. Die eindringende Spitze drückt die Elemente der Substanz nach allen Richtungen auseinander; diese trennen sich in derjenigen Richtung am leichtesten voneinander, in welcher die Resistenz der Substanz gegen Zug am geringsten ist. Der Riss, der entsteht, steht auf der genannten Richtung senkrecht, entspricht also der grössten Zugfestigkeit. Die Spalten können durch Tusche sichtbar gemacht werden.

Unsere Untersuchungsbefunde führten zu folgenden Ergebnissen:

1. *Schädel.* In der *Schädelkalotte* verlaufen die Spaltlinien strahlenförmig. Die Strahlen laufen an den Stellen zusammen, wo die Verknöcherung zuerst auftritt. Die Strahlenzentren zeigen uns also die Lokalisation der Knochenkerne an. Bei einem Fetus von 15 cm Länge gehen die Spaltlinien von den 5 Verknöcherungszentren aus und greifen auf die Schädelgruben über. An den noch bindegewebigen Teilen des Schädels ist eine solche strahlenförmige Anordnung der Fasern nicht festzustellen.

Schädelbasis. Beim Fetus von 6 cm ist sie vorwiegend noch knorpelig. Eindeutige Befunde geben erst Feten von 10 cm S.S.L. Die Spaltlinien sind besonders deutlich auf den Felsenbeinpyramiden und entsprechend ihren Längsachsen angeordnet. Auch längs den Alae parvae des Keilbeines ist ein ganz deutlicher Zug zu erkennen. Diese beiden Spaltrichtungen entsprechen längsverlaufenden Osteonen und stimmen genau überein mit den Feststellungen am Schädel des Erwachsenen. In gleicher Weise sind auch im Bereiche des *Clivus* längsverlaufende Spaltlinien zu erkennen, die das Hinterhauptsloch umlaufen und gegen die

Protuberantia occip. int. ziehen. Das Bild des Spaltlinienverlaufes an der Schädelbasis des Fetus von 10—15 cm enthält also in sich alle Merkmale, die für das Verhalten des Erwachsenen charakteristisch sind (Abb. 1).

2. *Dura mater.* Diese zeichnet sich durch eine viel innigere Verbindung mit dem Knochen aus als beim Erwachsenen. Wie es BENNINGHOFF für das Periost des Schulterblattes gezeigt hat, wirkt die Skelethaut architekturbildend auf den Knochen. Sie ist also als Vorstruktur oder Leitstruktur des Knochens aufzufassen. So kann es nicht überraschen, dass eine weitgehende Übereinstimmung im Faserverlauf von beiden besteht. Die Übereinstimmung ist besonders dort, wo Schädel und Dura miteinander verwachsen sind, klar ersichtlich.

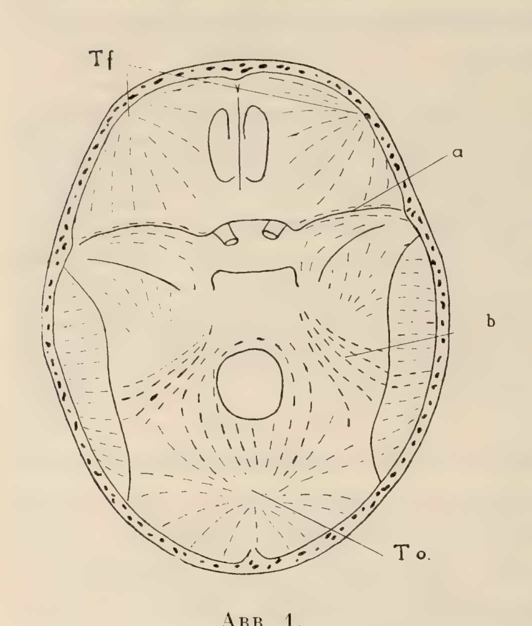


ABB. 1.
Schädelbasis eines Fetus von 15 cm S.S.L.
a. = Keilbeinflügel; *b.* = Felsenbeinpyramide; *T.f.* = Tuber frontale; *T.o.* = Tuber occipitale.

Beim 6 cm langen Fetus lässt die Dura, wie es eine Frontalschnittserie zeigte, kräftigere Fasern erkennen, die die Schädelbasis entlang den noch ganz knorpeligen, kleinen Keilbeinflügel in frontaler Richtung durchziehen und auf beiden Seiten der innern Schädelwand entlang aufsteigen. Weiter hinten, entsprechend der Felsenbeinpyramide, die auch noch knorpelig ist, sieht man, dass das *Tentorium cerebelli* aus verhältnissmässig kräftigen Fasern besteht, die in zwei Schichten angeordnet sind. Die obere Schicht geht auf die Felsenbeinpyramide über und steigt dann als starkes Bündel an der seitlichen Schädelwand auf, die an dieser Stelle noch rein bindegewebig ist.

Die beiden Stellen entsprechen den sog. Transversalbögen, die KOKOTT als Hauptfaserzüge des fetalen Hirnschädels beschreibt und deren Ausgangspunkt in der Schädelbasis die kleinen Keilbeinflügel und die Felsenbeinpyramiden sind.

Bei älteren Feten (10 cm) ist das Verhalten ganz analog; nur werden die Fasern kräftiger und zahlreicher und lassen sich mit der Spaltlinienmethode einwandfrei feststellen (Abb. 2). Dazu treten in der vordern Schädelgrube frontoparietale Fasern auf, die ihren Ursprung von dem Faserzug auf den kleinen Keilbeinflügeln nehmen und von da aus nach vorn und lateral verlaufen, um dann steil aufsteigend auf die Kalotte überzugehen. Die Fasern in der mittleren Schädelgrube lassen drei Richtungen erkennen: die einen ziehen parallel zur Längsachse der Felsenbeinpyramiden, die andern verlaufen längs und unterhalb der kleinen Keilbeinflügel, vereinigen sich hier mit den starken Querfasern und ziehen mit diesen gemeinsam in der Richtung der späteren Kranznaht nach oben. Schliesslich finden sich Fasern, die vom Tentorium herkommen und die Felsenbeinpyramiden senkrecht zu ihren Längsachsen kreuzen, um dann nach vorn und oben in die Kalotte überzugehen. Hier bilden sie die innere Schicht.

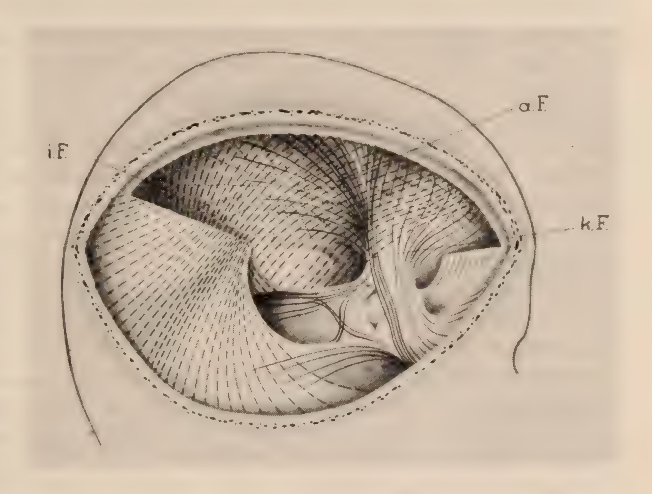


ABB. 2.
Dura eines Fetus von 15 cm S.S.L. (nach Entfernung der Falx cerebri).
i.F. = innere, *a.F.* = äussere Faserschicht; *k.F.* = kräftigste Fasern auf den kleinen Keilbeinflügeln.

Die Fasern in der Dura eines 10 cm langen Fetus lassen also bereits eine ganz eindeutige Architektur erkennen, die in allen Beziehungen die Grundzüge der Strukturen beim Neugeborenen in sich schliesst.

Zum besseren Verständnis der Durazüge und ihrer Zusammenhänge müssen wir auch den Faserverlauf in den duralen Septen mitberücksichtigen. In der *Falx cerebri* treten frühzeitig Fasern auf, die von der *Crista galli* aus gegen die Scheitelbeine ziehen (a-Fasern). Andere (b-Fasern) verlaufen von der *Crista frontalis* und der grossen Fontanelle aus nach hinten und unten in die obere Tentoriumschicht. Indem sie über den *Sinus transversus* übergehen, bilden sie nach oben offene Schlingen, die den Hinterhauptslappen umfassen. Die letzten Fasern (c-Fasern) nehmen ihren Ursprung an der noch offenen Sagittalnaht und ziehen abwärts und vorwärts, ebenfalls in die obere Tentoriumschicht. Die am meisten medial gelegenen bilden den freien Rand des Tentorium und gelangen zum *Processus alae parvae.* Der grösste Teil folgt den kleinen Keilbeinflügeln seitwärts und geht dann senkrecht aufsteigend in die parietale Dura über. Der weiter lateral gelegene Teil der c-Fasern zieht über den Felsenbeinkamm, durchläuft die mittlere Schädelgrube und geht nach vorn und oben in die seitliche Schädelwand über.

Auch in der hintern Schädelgrube ist die Fasernanordnung der parietalen Dura nur verständlich, wenn sie im Zusammenhang mit der septalen Dura betrachtet wird. Die Fasern der unteren Tentoriumschicht ziehen nach hinten und wenden sich gegen das Hinterhauptsloch, welches sie umschlingen.

Vergleichen wir den Faserverlauf von Dura und Schädel miteinander, so können wir feststellen, dass dort, wo die verstärkten Durazüge in der Schädelbasis verankert sind, die Faserrichtungen in Schädel und Dura übereinstimmen. Dies gilt für die kleinen Keilbeinflügel und die Pyramiden. Es sind dies die Stellen, an denen die Dura aufs innigste mit dem Knochen verwachsen ist. An der Kalotte finden wir die engste Beziehung zwischen Dura und Schädel an den Nähten. Hier sind auch die parietalen Durafasern am stärksten entwickelt.

Diese Verstärkungszüge der Dura lassen sich sehr gut in Einklang bringen mit den Bögen des Gewölbesystems, das Kokott bei Embryonen von 2—3 Monaten beschreibt. Die Verankerungen entsprechen denjenigen Stellen der Schädelbasis, an denen wir eine charakteristische und eindeutige Anordnung der Spaltlinien festgestellt haben. Hier tritt die Differenzierung von Durafasern früher auf als an andern Stellen. Das gleiche gilt für die Dura-Kalotte. Hier finden die ersten Faserdifferenzierungen dort statt, wo sich später die stärksten Faserzüge, also die Bögen des Gewölbesystems befinden. Diese entsprechen wiederum den Nähten am vollständig verknöcherten Schädel.

Die Zusammengehörigkeit Dura-Schädel geht aus allen Befunden klar hervor. Die beiden Systeme bilden eine mechanisch-funktionelle Einheit.

Fassen wir den fetalen Schädel als eine ballonartige Blase auf, so können wir die Dura als ein inneres Verspannungsgerüst derselben ansehen, das folgendermassen angelegt ist: eine median gestellte Längsrippe entspricht der Grosshirnsichel, eine vordere Querrippe den Fasern, die über das Keilbein und entlang den kleinen Keilbeinflügeln aufsteigen. Eine hintere Querrippe finden wir in den beiden Schenkeln des Kleinhirnzeltes und in Fasern, die über die beiden Felsenbeinpyramiden hochsteigen. Zwischen diesen Verstärkungen liegen naturgemäss die schwächeren Stellen. Bringen wir diese häutige Blase mit dem werdenden Knochenschädel in Zusammenhang, dann können wir erkennen, dass die Verknöcherungszentren genau in der Mitte dieser unverstrebten und deshalb schwächeren Felder, also zwischen den Verstärkungsrippen der Dura liegen. Von diesen Verknöcherungszentren aus ziehen die Knochenlamellen und mit ihnen die äusseren Durafasern als Verstärkungsspeichen zu den Rippen der querverlaufenden duralen Verstrebungen. Daraus ergibt sich die funktionelle Zusammengehörigkeit von Hirnschädel und Durasystem.

Wenn wir uns fragen, welche Kräfte den funktionellen Ausbau des fetalen Schädels bedingen, dann müssen wir von folgenden Überlegungen ausgehen: Der Bauplan als solcher ist dem Keim in der Erbanlage mitgegeben. Zur Verwirklichung braucht es aber besondere Reize, ohne welche, wie Missbildungen zeigen, jede Formbildung ausbleibt. So wirken auf die mesoblastische Membran, die das Gehirn bedeckt und sich in Knochen und Meningen differenziert, verschiedene Kräfte als funktionelle Reize ein und führen zur Entstehung der von Anfang an bestimmt gerichteten Fasern. Beim menschlichen Fetus spielen naturgemäss die von innen wirksamen funktionellen Reize eine besondere Rolle. Die enorme Wachstumstendenz des fetalen Gehirns, insbesondere der beiden Grosshirnhemisphären, wirkt sich als starker Expansionsdrang aus, welchem von den umgebenden Hüllen eine wirksame Grenze gesetzt werden muss und der zur Ausbildung der typischen Gewölbekonstruktion führt. In ähnlicher Weise hat auch die Pulsation des Gehirns schon beim Embryo die Bedeutung eines Reizes, der die

Ausgestaltung seiner Umhüllung zu beeinflussen vermag. Dass dem Hirnwachstum bei der Formwerdung des Schädels und seiner Häute eine bedeutende Rolle zukommt, sehen wir an der Schädelkonfiguration der Anenkephalen. Hier müssen die Schädelhüllen keinem Expansionsdrang eines anwachsenden Grosshirns widerstehen; so sind sie wohl vorhanden, aber keineswegs so konstruiert, wie es im Bauplan des menschlichen Keimlings vorgesehen ist. Ebenso deutet die Ausbildung von Schaltknochen am Schädel von Hydrokephalen auf einen strukturbestimmenden Reiz der abnorm grossen Expansionskräfte des Schädelinnern hin.

(Anatomisches Institut Zürich).

N° 10. **H. Mislin.** — Zur Biologie der Chiroptera. I. Beobachtungen im Sommerquartier der *Myotis myotis* Borkh.

Im Sommer 1941 untersuchte ich das Verhalten einer Mausohrkolonie auf dem Dachboden der Heiliggeistkirche in Bern. Das Sommerquartier dieser ca. 80 Tier starken Kolonie befindet sich auf dem lärmigsten Platze der Stadt. Dank der Mitarbeit des Sigristes A. Hostettler gelang die Feststellung der Ankunft der Mausohren in ihrem Schlafquartier in der Nacht vom 13./14. April[1]. Die Kolonie blieb bis zum 14. September, also volle 24 Wochen. Im Verlaufe der klimatisch extremen Monate (grosse Hitze im Juli, kalte Regenperioden im August und September) konnte ich zahlreiche bisher unentschiedene Fragen die Flugbiologie und das soziale Verhalten der Mausohren betreffend abklären.

A. *Der spontane Heim-Wechsel im Sommerquartier.*

Bekannt ist die Tatsache, dass *Myotis myotis* auf Dachböden ihre Schlafquartiere, wie aus der Verteilung der Kotansammlungen zu schliessen ist, wechselt. Ähnliches wurde für dieselbe Art von uns und anderen auch in den Winterschlafquartieren beobachtet. Die Mausohrkolonie wechselte im Laufe der Sommermonate zwei-

[1] Zur Zeit der Drucklegung dieser Mitteilung konnte ich am 12./13. April die diesjährige Ankunft der Mausohren im Berner Sommerquartier feststellen.

mal ihr engeres Tagesschlafquartier und blieb an den drei Heimplätzen stets kontinuierlich ortstreu 9½, 10 und 4½ Wochen. Die den Heimwechsel auslösende Ursache wurde zunächst in einer starken Verwanzung und Vermilbung der Schlafstätte vermutet. Es zeigte sich aber, dass die Kolonie im zweiten Heim ein sogar auffallend stark parasitenbefallenes Schlafquartier bezogen hatte. Der Heimwechsel erfolgte ohne nachweisbare äussere Veranlassung jeweils spontan. In Laboratoriumsexperimenten, welche ich zusammen mit meiner Mitarbeiterin Fräulein L. VISCHER in der Zoologischen Anstalt Basel an verschiedenen Fledermausarten

TABELLE 1. — Heimwechsel bei *Myotis myotis* B.

	Versuch mit Einzeltier									Gruppe von 11 Tieren				Kolonie ca. 80 Tiere			
A	8					1		13		10			19	I.	67		
B				9					4			10					
C		3			6						12			II.		70	
D			1														
E							5							III.			32

(*Rhinolophus ferrum-equinum*, *Nyctalus noctula* Schreb. und *Myotis myotis* B.) durchgeführt habe, konnte das Phänomen des spontanen Heimwechsels als fledermaustypische Verhaltensweise ermittelt werden. In einem grösseren Raume (günstige Flugmöglichkeit) wurden den Fledermäusen als einzige Schlafquartiere fünf kleine Kästchen mit Einflugstelle angeboten. Alle Arten zeigten die Tendenz, das Tagesschlafquartier spontan zu wechseln und das neubezogene Heim verschieden lange Zeit ortstreu beizubehalten.

Die Zahlen geben die Anzahl der Tage an, während denen die Kästchen A, B, C, D und E als Tagesschlafquartier benützt wurden. I, II und III sind drei am Dachfirst über Hauptsäulen (Säulenabstand 2,5 m) beobachtete Tagesschlafquartiere der Mausohrkolonie. Gegenwärtig an Grosskolonien (ca. 600 und ca. 900 Tiere) unternommene Untersuchungen sollen die Frage des Anteils der Koloniestärke am Eintritt des Heimwechsels abklären.

B. *Die nächtlichen Flugzeiten (= Flugdauer).*

Myotis myotis B. erweist sich auf Grund der von uns näher untersuchten Kolonien in Wegenstetten (Aargau), in Arlesheim bei Basel und in Bern, als ausgesprochenes Nachttier. Für den Flugbeginn konnte keine strenge Beziehung zur Jahreszeit nachgewiesen werden. Das Ausfliegen ist, wie später gezeigt wird, zum wesentlichen Teil ein Ergebnis der Kolonie-Wirkungen auf die Einzeltiere. Damit die Ausflüge erfolgen können, muss zunächst ein bestimmter Erregungsgrad (= Abflugbereitschaft) von der Kolonie als Ganzes erreicht werden. Die Temperatureinflüsse und der witterungsabhängige Nahrungsfaktor werden an anderer Stelle ausführlich behandelt. Die Kolonie fliegt nicht als Schwarm aus, sondern jedes Einzeltier benötigt eine Individualzeit, um sich von der abflugbereiten Kolonie loszulösen. Wenn einmal die Einzelabflüge eingesetzt haben, wird die Auflösung der Kolonie ohne Verzögerung und zwar beschleunigt fortgesetzt. Die Rückflüge erfolgen in der Regel in kleinen Gruppen von 5—10 Tieren. Das eigentliche Einfliegen in den Dachbodenraum geschieht individuell, meist durch Dachziegellucken über dem Dachfirst, was am Aufprall und affekthaften Einklettern der ankommenden Fledermäuse festzustellen ist. Dachfenster werden auffallend selten als Einflugstellen benützt. Nach 2—5 Minuten währenden Rundflügen um das Kirchendach entschliessen sich die zurückfliegenden Tiere stets plötzlich und ruckartig zum Einflug. Wir unterscheiden mehrere Kategorien von rückfliegenden Mausohren. Frührückfliegende kommen bereits nach 1—2 Stunden an, die Hauptgruppe der Kolonie nach ca. 4 Stunden. Die letzten Einflüge sind regelmässig erst unmittelbar vor dem definitiven Hellwerden am Morgen zu beobachten. Als Flugzeit bestimmende Faktoren kommen in erster Linie die Witterung (Regen mit Kälte!) und der Insektenflug (Nahrungsmenge) in Betracht, was aus systematischen Wägungen der unter den Tagesschlafquartieren aufgesammelten Kotmengen ermittelt worden ist.

Die Kolonne „Flugdauer" orientiert lediglich über die Zeiten des nächtlichen Ausbleibens der Kolonie. Am 24. August ist die ganze Kolonie 31 Stunden ausserhalb des Sommerquartiers geblieben, da sie durch einen um 24 Uhr einsetzenden starken Regenfall, der bis um 8 Uhr des 25. August in unverminderter Heftigkeit andauerte, überrascht, ausnahmsweise ein anderes Tagesschlafrefugium bezog.

Die ersten Rückflieger kamen am 26. August 2 Uhr 30 in der Heiliggeistkirche an. Es ist anzunehmen, Beobachtungen im Versuchsraum deuten darauf hin, dass auch diese Fledermausart in ihren Jagdterritorien besondere Lokalitäten für vorübergehendes Ausruhen besitzt.

Tabelle 2. — Flugzeiten bei *Myotis myotis* B.

	Ausflug	Rückflug		Flugdauer
		Erster	Letzter	
April	22.05	1.15	4.35	5 Std.
Mai	23.00	2.45	3.55	3 Std.
Juni	22.05 23.45 22.30	3.40 1.15 1.25	4.40 4.30 4.55	4–6 Std.
Juli	23.00 21.40	1.30 1.50	4.58 4.50	5–6½ Std.
August	21.30 21.15 23.00	2.55 2.20 3.10	5.00 4.50 5.10	6–8 Std.
September	23.00 23.30	1.30 3.00	5.50 5.55	5–5½ Std.

C. *Soziales Verhalten.*

Bei Temperaturen über 15° C, wenn die Mausohren nicht auf kleinem Raume zusammengedrängt hängen, zeigen sie die Tendenz, sich tagsüber in Einzelgruppen aufzuspalten. Sie verlassen dann kletternd die am Dachfirst gelegene Lokalität der letzten Besammlung unmittelbar nach ihrem letzten Rückflug. Man findet die Kolonie während des ganzen Tages in kleineren und grösseren Gruppen über ein engbegrenztes Gebiet an den Dachlatten verteilt (siehe Schema). Von 21, 22 und 23 Uhr an zeigt sich die Tendenz zur gegenseitigen Annäherung der Einzelgruppen. Durch fort-

schreitende Verschmelzung der isoliert hängenden Schlafgemeinschaften bilden sich wenige Sammelgruppen heraus, die, wie das Schema mit Pfeilen zum Ausdruck bringt, kontinuierlich nach dem Heim am Dachfirst tendieren. Mit zunehmender Erregung wird der Ablauf der Gruppenverschmelzung beschleunigt, und der Vorgang endet in einer abflugbereiten, einheitlichen Hauptkolonie. Die Einzeltiere erreichen die Abflugkolonie fast ausschliesslich durch Klettern, nicht etwa durch Anfliegen. Die hier beschriebene



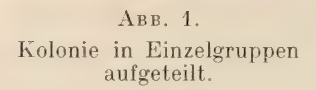


Abb. 1.
Kolonie in Einzelgruppen aufgeteilt.



Abb. 2.
Kolonie unmittelbar vor dem Ausfliegen.

Expansion der *Myotis*-Kolonie steht jedenfalls nur bei hohen Raumtemperaturen im Zusammenhang mit Wärmeregulation. Herrschen in der Nähe der Kolonie Temperaturen von 35—45° C, so finden sich die Tiere nicht bloss in Einzelgruppen verteilt, wo sie häufig dicht zusammengedrängt bleiben, sondern hängen dann deutlich isoliert. Bei diesem Verteilungsmodus beobachtet man häufig das Spreizen der Arme und Ausspannen der Flughäute. Letzterer Vorgang wird auch reflektorisch ausgelöst, bei starker Scheinwerferbeleuchtung während unserer photographischen Aufnahmen. Auch die von den Müttern beim Jagdflug zurückgelassenen Jungtiere zeigen bereits längere Zeit vor Erreichen der Flugfähigkeit die Tendenz zur Koloniebildung. An beliebiger Stelle im Dachboden-

gebälk abgesetzte Jungfledermäuse klettern aus oft beträchtlichen Distanzen (10—20 m) zum Ort der Abflugkolonie der Mütter und formieren dort eine Juvenilkolonie. Die Kolonie der flugfähigen Jungen fliegt später aus als die Adultkolonie. Spontaner Heim-

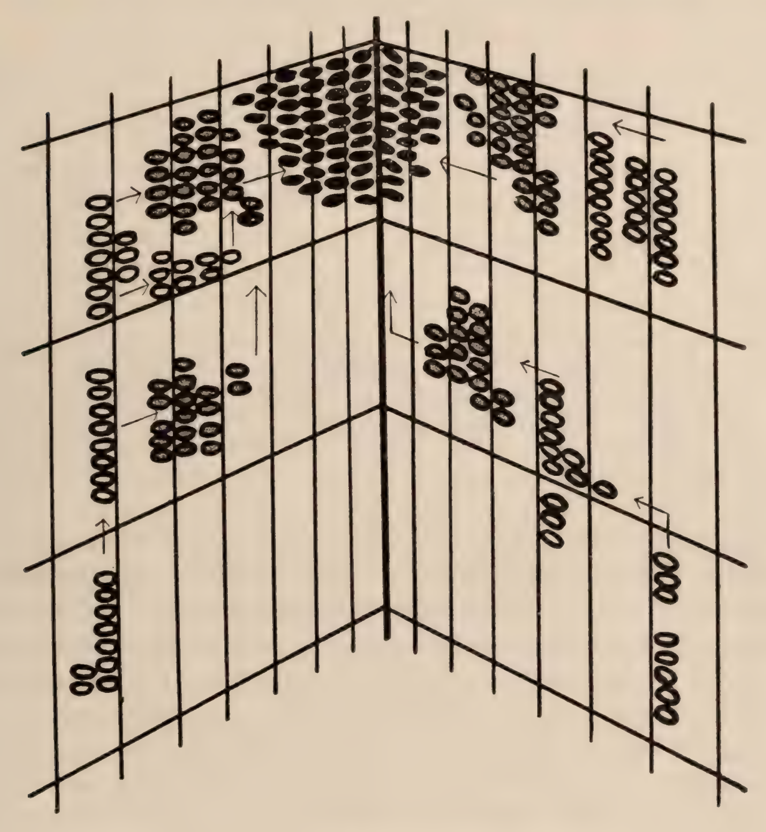


ABB. 3.
Schema. Bildung der Abflugkolonie bei *Myotis myotis* B.

wechsel, Variabilität der nächtlichen Flugdauer und soziales Verhalten (= Organisation der Abflugkolonie) erweisen die sonst extrem milieuabhängigen Fledermäuse hinsichtlich einer Reihe von biologischen Merkmalen als ausgesprochen plastisch.

Das Schema (Fig. 3) veranschaulicht die Situation der *Myotis*-Kolonie im Dachgebälk, vom Dachboden aus gesehen. Die weissen Ringe zeigen die Kolonie maximal expandiert, die Graugetönten,

etwa 1 Stunde später, repräsentieren typische Verschmelzungsgruppen, die Schwarzen symbolisieren die formierte Abflugkolonie: 1—2 Stunden später.

LITERATUR

1937. Eisentraut, M. *Die Deutschen Fledermäuse.* P. Schöps, Leipzig.

1939. Allen, Gl. M. *Bats.* Cambridge Massachusetts Harv. Univ. Press.

(Aus dem Zoologischen Institut Basel und dem Hallerianum Bern).

No 11. **R. Geigy und M. Lüscher.** — Imaginale Bein-Doppelbildungen nach Ultraviolett-Bestrahlung von Schmetterlingseiern (*Tineola bisselliella* Hum.).

Vor einigen Jahren hat einer von uns (Geigy 1931) nach ultravioletter Bestrahlung frühembryonaler Stadien von *Drosophila melanogaster* erstmals Bein-Doppelbildungen bei der Imago dieses extrem holometabolen Insekts erzeugt (vergl. auch Geigy 1941, S. 492 ff.). Andrerseits schildert Bodenstein 1937 und 1941 Verdoppelungen und Verdreifachungen der Imaginalbeine bei einem Schmetterling (*Phryganidia californica*), die er durch Transplantation von Raupenbeinchen im letzten und frühestens im vorletzten Raupenstadium erzielen konnte; während es bei fragmentweiser Transplantation von Bein-Imaginalscheiben in *Drosophila*-Larven nicht gelingen wollte, eine Regulationsfähigkeit dieser Teilstücke zu ganzen Imaginalbeinen nachzuweisen.

Aus diesen Resultaten scheint hervorzugehen, dass das Regulationsvermögen der Imaginalbeine bei der Fliege schon im Ei seinen Abschluss erreicht, während es beim Schmetterling noch bis in späte Raupenstadien erhalten bleibt, dass also die Determination der Anlagen im einen Falle früh, im andern wesentlich später erfolgt. Wenn man in diesem Zusammenhang mit Bodenstein noch dem Umstand Rechnung trägt, dass die Bein-Imginalscheiben

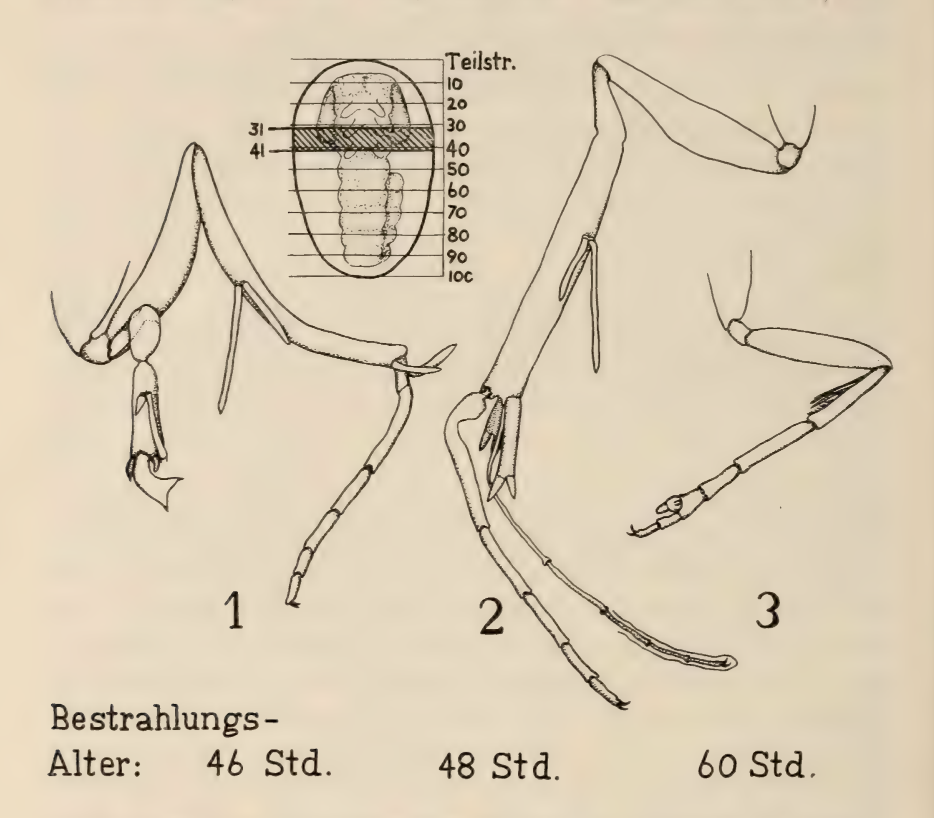
der Fliegen schon am Ende der Embryonalentwicklung nachweisbar sind (vergl. auch Weismann 1864), während sie bei den Schmetterlingen erst kurz vor der Verpuppung in der Basis der Raupenbeinchen als Hypodermisverdickungen in Erscheinung treten (vergl. auch Gonin 1894), so liegt die Schlussfolgerung nahe, dass die Determination dieser Anlagen erst mit ihrem morphologischen Erscheinen ihre definitive Verwirklichung erfahre.

Wir sind nun in der Lage, einen weiteren Beitrag zu diesem Problem zu leisten auf Grund gewisser Resultate, die sich bei zonenweiser ultravioletter Bestrahlung embryonaler Stadien des Kleinschmetterlings *Tineola biselliella* ergaben und die mit Geigy's Ergebnissen bei *Drosophila* grosse Ähnlichkeit zeigen. In dieser vorläufigen Mitteilung kann festgehalten werden, dass die jüngste Embryonalphase des Motteneies, gekennzeichnet durch das periphere Keimhautblastem, für Ultraviolett unempfindlich ist, da sich nach 114 Bestrahlungsversuchen weder larvale noch imaginale Missbildungen ergaben. Im Gegensatz dazu konnten im darauffolgenden Blastodermstadium nach 195 Bestrahlungsversuchen 19 Defekte erzielt werden, die sich entweder imaginal oder larval und imaginal auswirkten (ganze oder teilweise Unterdrückung von Segmenten, Beinen, Flügeln und Kopfanhängen); doch wurden auf dieser Stufe nie Mehrfachbildungen erzielt [1]. Anders aber verlief die Reaktion etwas später (46—60 Std. nach der Eiablage) im mittleren Keimstreifstadium, in welchem die larvalen Beinanlagen schon deutlich als Zäpfchen zu erkennen sind. Dort ergab die lokalisierte Bestrahlung von 101 Eiern 56 Imagines, von denen 5 (9%) Defekte aufwiesen und zwar zweimal die teilweise Unterdrückung eines Imaginalbeins mit einem vorausgehenden entsprechenden larvalen Defekt und dreimal Bein-Doppelbildungen rein imaginaler Art, d. h. ohne dass die vorausgehenden Raupenstadien entsprechende Defekte gezeigt hätten. Die Doppelbildungen sind in Abbildung 1—3 dargestellt und sollen kurz beschrieben werden:

1) Bestrahlungsalter 46 Stunden nach der Eiablage. Bestrahlungszone: Teilstrich 31—41, ventral (Einteilung der Eier in 100 Teilstriche, s. Schema). Das 3. linke Bein ist vom Femur an gespalten. Der eine Ast

[1] Ausser einer Flügelverdoppelung, die in diesem Zusammenhang nicht zur Diskussion steht.

ist normal ausgebildet bis auf die beiden distalen Tibiazapfen, welche etwa auf ½ verkürzt sind. Der andere Ast ist verkrüppelt und weist einen stark reduzierten Tarsus auf. Der Femur ist stark verkrümmt und etwas verkürzt; die Tibia, etwa auf ¼ verkürzt, trägt zwei Paar stark reduzierte Tibiazapfen. Der Tarsus besteht nur aus einem einzigen, verbreiterten und verflachten Glied, das in zwei Dornen endet. Ausserdem hängt an der Tibia, neben dem Tarsus, ein weiterer, un-



beschuppter, nicht identifizierbarer Anhang, der eventuell als weitere Aufspaltung gedeutet werden könnte (auf der Skizze nicht sichtbar).

2) Bestrahlungsalter 48 Stunden. Bestrahlungszone längs über die Ventralseite verlaufend. Das 3. rechte Bein ist vom Tarsus an gespalten. Der eine Ast ist ziemlich normal, der andere sehr dünn und schmächtig, mit schwach ausgebildetem Chitin. Das ganze Bein konnte von der schlüpfenden Motte nicht aus der Puppenhülle befreit werden, sodass diese dann künstlich entfernt werden musste; nur der zusätzliche Tarsus konnte nicht enthüllt werden. Sehr merkwürdig ist die Ausbildung der Tibiazapfen: die beiden proximalen sind normal, die beiden distalen, die auf beiden Seiten des dünnen Tarsus stehen, sind an der Basis sehr

dick und beide am Ende aufgespalten. Es ist, als ob jedem der beiden Tarsi je eine Hälfte dieser Tibiazapfen zugeordnet wäre. Die einzelnen vier Zapfenspitzen sind an den Abzweigestellen von der Basis deutlich durch eine Quermembran oder vielleicht durch ein einfaches Gelenk abgesetzt. Die Dornen an den Zapfenspitzen sind ausserdem noch an den beiden äusseren Enden doppelt ausgebildet (auf der Abbildung nicht zu erkennen).

3) Bestrahlungsalter 60 Stunden. Bestrahlungszone: Teilstrich 34—46, ventral. Bei diesem (1. linken) Bein beschränkt sich die Verdoppelung auf die beiden letzten Tarsalglieder. Auch hier ist der äussere Ast normal, während der innere unförmig, zu dick und zu kurz ist, zudem am Ende keine Klauen trägt. Hingegen besitzt er an seiner Basis im Innern zwei klauenähnliche Gebilde.

Durch die in Blastoderm- und Keimstreifstadien erzielten Defekte und Doppelbildungen an Beinen ist nun auch für eine Schmetterlingsart das frühembryonale Vorhandensein imaginaler Anlagen bewiesen, und es ergibt sich ausserdem, dass dieselben, wie bei *Drosophila*, selektiv getroffen werden können, ohne dass die dicht dabeiliegenden larvalen Anlagen in Mitleidenschaft gezogen werden. Morphologisch-histologisch ist die Imaginalanlage der Beine, wie schon erwähnt, erst in späten Raupenstadien nachweisbar, im Bestrahlungsstadium somit noch nicht zu erkennen. Sie muss zu diesem Zeitpunkt aus einigen wenigen embryonalen Zellen bestehen, die irgendwo in der Basis der zäpfchenförmigen larvalen Anlage liegen und durch besondere Sensibilität gegenüber Ultraviolett ausgezeichnet sind.

Setzt man nun die drei erhaltenen Doppelbildungen in Beziehung zu ihrem Bestrahlungsalter, so fällt weiter auf, dass die frühe Bestrahlung die Aufspaltung des ganzen Beines, die mittlere diejenige des ganzen Tarsus und die späte nur diejenige der letzten Tarsalglieder bewirkt hat. Wenn unsere drei Fälle eine Verallgemeinerung auch noch nicht ermöglichen, so legen sie doch die Vermutung nahe, dass sich im mittleren Keimstreifstadium innerhalb der präsumptiven Imaginalanlage des Beines eine Zone erhöhter Empfindlichkeit gewissermassen in „distaler" Richtung verschiebt und dass dieser durch die Bestrahlung aufgedeckte Vorgang als determinativer oder prädeterminativer Prozess zu bewerten ist. Das Ultraviolett würde an der jeweils sensiblen Stelle Störungen, bezw. Aufspaltungen im Determinationsablauf hervorrufen, die später, wenn in den Puppen die Ausgestaltung der Beine

erfolgt, in den geschilderten Doppelbildungen ihren sichtbaren Ausdruck finden würden. Bestrahlungen auf späteren Keimstreifstadien müssten, da dann nach unserer Annahme dieser imaginale Determinationschritt beendet ist, keine imaginalen Mehrfachbildungen mehr ergeben; leider ist dies aber technisch nicht nachprüfbar, da der Keim bald ins Innere des Dotters verlagert und damit der Wirkung des Ultravioletts entzogen wird.

Wir glauben also annehmen zu dürfen, dass beim Schmetterling, wie bei der Fliege, schon auf frühembryonaler Stufe imaginale Determinationsvorgänge ablaufen. Möglicherweise handelt es sich dabei allerdings nur um eine generelle Festlegung der Anlage hinsichtlich ihrer späteren Bestimmung; denn es scheint aus den Bodenstein'schen Resultaten hervorzugehen, dass der erreichte Zustand, im Gegensatz zu *Drosophila*, noch längere Zeit eine gewisse Labilität bewahrt, indem noch bis im Raupenstadium Regulationsvorgänge möglich sind.

ZITIERTE LITERATUR

1937. Bodenstein, D. *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen.* Roux' Arch., 136.

1941. —— *Investigations on the problem of metamorphosis.* VIII. *Studies on leg determination in insects.* J. exp. Zool., 87.

1931. Geigy, R. *Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultra-violette Eibestrahlung bei Drosophila melanogaster.* Roux' Arch., 125.

1941. —— *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. Suisse Zool., 48.

1894. Gonin, J. *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères.* Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 30.

1864. Weismann, A. *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden.* Zeitschr. wiss. Zool., 14.

(Zoologische Anstalt, Basel.)

No 12. P. Steinmann. (Aarau). — Zur Frage der Symmetrie bei eineiigen Drillingen.

Es bot sich mir vor kurzer Zeit Gelegenheit, ein weibliches Drillingstrio kennen zu lernen, das offensichtlich als eineiig angesprochen werden muss. Die drei Mädchen: Agnes, Ruth und Leonie sind am 25. August 1926 geboren und sehen sich derart ähnlich, dass sie vom Lehrer, ja sogar vom eigenen Vater immer wieder verwechselt werden.

Im Einzelnen stimmen vollkommen überein: die Augenfarbe, die Hautfarbe, insbesondere die Verteilung der Sommersprossen, die Haarfarbe, die einen beträchtlichen Grad von Heterochromie (aschblond bis rotblond) in der gleichen Verteilung und Mischung zeigt. Die Grösse der drei Mädchen betrug am 28. Dezember 1941 übereinstimmend 163,5 cm. Im Gesichtsausdruck ist kein irgendwie auffälliger Unterschied festzustellen (Abb. 1). Die Mädchen sollen nach Aussage der Eltern durch genau gleiche Veranlagung gekennzeichnet sein: ihre Schriften sind zum Verwechseln ähnlich. Streit haben die Kinder unter sich kaum je gehabt. Sie verstehen sich ausgezeichnet. Der Lehrer schätzt die Intelligenz der drei Schwestern als übereinstimmend ein. Kinderkrankheiten wurden jeweilen gemeinsam absolviert. Andere Krankheiten kamen nicht vor.

Von den 28 ursprünglich vorhandenen Zähnen ist bei allen dreien einer durch Caries zugrunde gegangen und zwar ist es bei allen dreien der zweite Prämolar im Unterkiefer, bei Leonie und Ruth der P. 2 inf. sin, bei Agnes der P. 2 inf. dext. Die Zahnstellung zeigt eine gewisse Asymmetrie, indem die Lücke zwischen C. inf. und P. 1 auf der einen Seite merklich grösser ist als auf der andern. Die grössere Lücke befindet sich bei zwei der Mädchen links, beim dritten rechts. Auch hier ist es Agnes, die zu den beiden Schwestern „gegengleich" ist. Eine dactyloskopische Untersuchung zeigte auch in den Papillarlinien der Fingerbeeren in grossen Zügen weitgehende Übereinstimmung. Alle drei Schwestern haben lediglich Schleifen und Wirbelmuster, aber keine Bogenmuster. Während Ruth und Agnes je vier Schleifen und sechs Wirbel zeigen, ist bei Leonie das Verhältnis der Schleifen zu den Wirbeln 2 zu 8 d. h. für jede Einzelhand 1 zu 4. Vergleicht man nun die Hände von

Ruth und Agnes einerseits und von Leonie andrerseits, so erhält man folgendes Verteilungsschema:

	Rechte Hand			Linke Hand		
	W.		S.	W.		S.
Ruth	2	:	3	4	:	1
Agnes	4	:	1	2	:	3
Leonie	4	:	1	4	:	1

(W = Wirbel, S = Schleife.)



Abb. 1.
Das Drillingstrio Agnes, Ruth, Leonie M.

Die beiden Mädchen Ruth und Agnes sind also in der Musterverteilung ihrer spiegelbildlich entsprechenden Hände konkordant, während Leonie an ihren beiden Händen das Verteilungs-schema der linken Hand von Ruth und der rechten Hand von Agnes zeigt.

Allerdings stimmen die letzten Einzelheiten in der Verteilung der Muster auf die fünf Finger nicht vollkommen überein, indem die drei Schleifen an Ruths rechter Hand auf die Finger 2, 3, und 5, an Agnes linker Hand auf die Finger 3, 4 und 5 entfallen.

In den letzten Feinheiten der Musterausbildung bestehen einige individuelle Verschiedenheiten. Es bestätigt sich hier das Ergebnis von Untersuchungen BONNEVIES, dass die „minutiae" erblich nicht festgelegt sind, sondern für jedes menschliche Wesen, auch für Zwillinge individuelle Züge zeigen. Immerhin lässt die Prüfung dieser Einzelheiten an den dactyloskopischen Aufnahmen der Drillingsschwestern Agnes, Ruth und Leonie gewisse interessante Züge hervortreten, die hier festgehalten werden sollen:

Allgemein ist bemerkenswert, dass die innersten Kerne der Wirbelmuster sehr oft spiralig sind. Bei Ruth und Agnes ist je ein Kreiskern vorhanden und zwar bei Ruth am linken, bei Agnes am rechten Zeigefinger. Die Verteilung der Spiralen in den Wirbelmusterkernen lässt sich aus folgender Übersicht entnehmen:

	Rechte Hand	Linke Hand
Agnes	2 Spiralen	3 Spiralen
Ruth	3 "	2 "
Leonie	4 "	4 "

Ferner ist festzuhalten, dass der rechte Mittelfinger von Ruth und der linke Mittelfinger von Agnes je eine ulnare Schleife aufweisen. Die weitgehende Übereinstimmung von Ruth und Agnes in der Papillarlinienstruktur lässt sich endlich auch aus dem sog. quantitativen Wert herauslesen. Man zählt dabei bei den Wirbelmustern die Linien zwischen dem weiter entfernten Triradius des Wirbels und dem Wirbelzentrum oder bei dem Schleifenmuster vom Triradius zum Schleifenzentrum und dividiert schliesslich durch 10, um den „quantitativen Wert" der Papillarsysteme zahlenmässig zu erfassen. Die Zahlen betragen für unsere Drillinge:

Agnes	20,4
Ruth	20,3
Leonie	18,9

Nach E. KARL liegt der Durchschnittswert bei Frauen bei 12,78 ± 0,30, das Maximum bei 26. Die Drillinge zeigen also verhältnismässig hohe Werte, und Agnes und Ruth stimmen auch

in diesem Merkmal sehr weitgehend überein, während Leonie wieder etwas abseits steht.

So lässt die Untersuchung der Papillarlinien unserer Drillinge erkennen, dass Ruth und Agnes als spiegelgleiche Individuen aufzufassen sind, während Leonie die Merkmale ihrer beiden Schwestern in etwas freierer Verteilung zeigt.

Ganz besonders bezeichnend ist das Auftreten einer besonders grossen Sommersprosse unter dem Auge aller drei Schwestern.



Abb. 2.

Die zwei seitenverkehrten Schwestern des Drillingstrios M.

Dieser Fleck kommt auf unserer Abbildung deutlich zur Geltung. Er liegt bei Ruth und Leonie unter dem rechten Auge, bei Agnes jedoch unter dem linken Auge und zwar an fast genau entsprechender Stelle (Abb. 2). Man möchte zunächst an das Spiel des Zufalls glauben. Durch Untersuchungen von Lotze im Anschluss an Müller ist jedoch dargetan, dass tatsächlich die Verteilung gewisser Sommersprossen von besonderer Prägung bei eineiigen Zwillingen in konkordanter Weise auftritt. Auch Siemens und von Verschuer wiesen nach, dass die Verteilung der Sommersprossen für die Ähnlichkeitsdiagnose verwendbar ist.

* * *



Tirage sur papier couché destiné à remplacer la figure 2, page 214, du fascicule 2.

Abzug auf Kunstdruckpapier an Stelle der Abbildung 2, Seite 214 zu setzen.

Der hier geschilderte Tatbestand wirft verschiedene Fragen auf, die kurz erläutert werden mögen.

Wir haben anzunehmen, dass die Bildung von eineiigen Drillingen nicht durch eine einmalige Dreiteilung des Keimes erfolgt, sondern durch zwei auf einander folgende Teilungen, deren erste den Keim in zwei Halbkeime trennt, während die zweite Spaltung den einen der Halbkeime in zwei Viertelskeime scheidet. Es fragt sich, ob unser Befund einen Hinweis darauf geben kann, welches der drei Mädchen den Halbkeim und welche andern die beiden Viertelskeime repräsentieren. Wir vermuten, dass Leonie aus dem Halbkeim, die beiden seitenverkehrten Mädchen Ruth und Agnes dagegen aus Viertelskeimen hervorgegangen sind.

Zu dieser Annahme führt uns das, was wir über die Symmetrie von eineiigen Zwillingen aus den bisher vorliegenden Symmetrieuntersuchungen wissen. Sicher ist, dass es seitengleiche Zwillingspaare gibt, dass z. B. ein erheblicher Prozentsatz von Zwillingspaaren aus zwei rechtshändigen oder dann aus zwei linkshändigen Partnern zusammengesetzt ist. Immerhin sollen nach Lotze mehr als 28% von Zwillingspaaren aus je einem Linkshänder und einem Rechtshänder bestehen. Sehr selten scheint der eine Partner einen *Situs inversus* zu zeigen. Immerhin wird berichtet, dass bei „Verwachsungszwillingen"-*recte* „unvollständig gespaltenen Zwillingen" die beiden Lebern einander zugekehrt seien. Für einen Fall von *Dupplicitas inferior* wurde dies durch Sektion festgestellt. Wenn es richtig ist, dass siamesische Zwillinge mit den Lebern verwachsen waren, so deutet auch dies darauf hin, dass der eine Partner einen Situs inversus besass. Statistisch gesichert ist, dass die Übereinstimmung der Papillarlinienmuster zwischen den beiden Händen eines Partners geringer ist als zwischen der rechten Hand des einen und der linken Hand des andern Zwillings.

Vielleicht darf man annehmen, das es seitengleiche und seitenverkehrte Zwillinge gibt und dass zwischen diesen Extremen Übergänge vorhanden sind, deren Eigenschaften teils seitengleich, teils seitenverkehrt angeordnet sind. Ich hatte Gelegenheit Zwillingsknaben zu untersuchen, die in mehreren Merkmalen deutlich seitenverkehrt waren, insbesondere in den Papillarlinienmustern. Vermutlich handelt es sich hier um Fälle von spät eingetretenen Spaltungen des Keimes. Wir wissen, dass beim Menschen die Symmetrisation erst nach der Anlage des Amnions erfolgt, dass

daher spätgetrennte Zwillinge in einem gemeinsamen Amnion liegen, während offenbar früher getrennte eineiige Zwillinge in zwei Amnien und gemeinsamen Chorion, oder gar in zwei selbständigen Chorien heranwachsen.

Durch Untersuchung von Doppelplanarien und Doppelfischen bin ich schon früher zur Überzeugung gekommen, dass die Symmetrisation von Spalthälften nicht „unabhängig" erfolgt, sondern von der primären Symmetrisation des Keimes mitbeeinflusst wird. Das Endergebnis erweist sich als ein Kompromiss zwischen den beiden Symmetrisationen. Um diesen Gedanken zu illustrieren, bringen wir hier einen Schnitt durch eine *Dupplicitas anterior* einer jungen Forelle. Neben dem rechten Auge des rechten und dem linken des linken Partners findet sich ein Doppelauge in der Stirnmitte des Fischchens, das als ein in sich symmetrisches Gebilde erscheint (Abb. 3). Auffällig ist die Entwicklungshemmung der innern Wände der Augäpfel und besonders merkwürdig die eine und einzige Linse. Die primäre Symmetrisation hat also hier die sekundäre in ihren Bann gezogen. Ich stelle mir vor, dass in ähnlicher Weise die ursprüngliche, schon vor der Zwillingsspaltung am Keim vorhandene Symmetriedetermination die nach der Spaltung einsetzende sekundäre Symmetrisation so beeinflusst, dass daraus Rechts- und Linkshändigkeit der Zwillingspartner oder gar *Situs inversus* resultiert. Die spiegelbildlich verteilten Merkmale des seitenverkehrten Schwesternpaares Ruth und Agnes wären auf solche Weise zu erklären, während die dritte der erbgleichen Schwestern sich schon als Sonderwesen abgespalten hätte zu einem Zeitpunkt, da die Symmetrisation noch nicht eingesetzt hatte.



Abb. 3.
Frontalschnitt durch eine *Dupplicitas anterior* bei Regenbogenbrutforellen. Zeigt den „Kompromiss" zwischen primärer und sekundärer Symmetrisation, insbesondere das in sich symmetrische Verschmelzungsprodukt der beiden innern Augen. Photographie nach einem Schnittpräparat.

Als Arbeitshypothese könnte man also den Grundsatz aufstellen, dass aus der Zahl der spiegelbildlich verteilten Merkmale auf den Zeitpunkt der Zwillingsspaltung zurückgeschlossen werden kann

und zwar in dem Sinne, dass seitengleiche eineiige Zwillinge frühgetrennt, seitenverkehrte dagegen spätgetrennt wären.

LITERATUR

1931. Bonnevie, Chr. *Zur Genetik des quantitativen Wertes der Papillarmuster.* Ztschr. f. ind. Abstammungs- und Vererb., 59.

1934. Bouterwek, H. *Asymmetrie und Polarität bei erbgleichen Zwillingen.* Arch. für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, 28.

1934. Karl, E. *Systematische und erbbiologische Untersuchungen der Papillarmuster der menschlichen Fingerbeeren.* In: *Studien zur Rassenkunde* von O. Reche. Leipzig.

1921. Lotze, R. *Identische Menschen.* Kosmos.

1937. —— *Zwillinge, Einführung in die Zwillingsforschung.* Rau, Oehringen.

1907. Schwalbe, E. *Morphologie der Missbildungen.* 2. Teil: *Die Doppelbildungen.* Jena.

1932. Siemens, H. W. *Die allgemeinen Ergebnisse der menschlichen Mehrlingsforschung.* Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 61.

1903. Spemann, H. *Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei.* Arch. f. Entwicklungsmechanik, 12 (1901), 16.

1933. von Verschuer, O. *Die erbbiologische Zwillingsforschung,* in: Diehl und von Verschuer, *Zwillingstuberkulose.*

N° 13. **Hans Steiner.** — Der Aufbau des Säugetier-Carpus und -Tarsus nach neueren embryologischen Untersuchungen.

In einer früheren Studie, 1935, ist auf Grund einer neuerlichen Überprüfung der ontogenetischen Entwicklung des Gliedmassenskelettes verschiedener Landwirbeltiere (Amphibien, Reptilien und Vögel) darauf hingewiesen worden, dass dieselbe einige sehr charakteristische Stadien durchlaufe. Im Hinblick auf die durch die paläontologische Forschung der letzten Zeit immer wahrscheinlicher gemachte Abstammung der

Tetrapoden von devonischen Crossopterygiern ist im Sinne der bekannten Rekapitulationstheorie ferner der Versuch gemacht worden, die embryologischen Befunde in formal-phylogenetischer Weise auszuwerten und eine Darstellung der Entstehung des Chiropterygium aus dem Ichthyopterygium zu geben. Hierbei konnte über die Verhältnisse bei den Säugetieren nichts genaueres ausgesagt werden, weil eigene Untersuchungen noch nicht durchgeführt werden konnten und gerade bei den Mammaliern über die frühembryonalen Vorgänge bei der Anlage ihres Gliedmassenskelettes bis heute fast nichts bekannt geworden ist. Diese Lücke ist inzwischen durch eine Arbeit von Frl. Elisabeth Charlotte Schmidt-Ehrenberg ausgefüllt worden (siehe diese Zeitschrift, 1942, S. 33), deren Ergebnisse es rechtfertigen im Zusammenhange mit den bei den übrigen Landwirbeltieren erhaltenen Befunden auch an dieser Stelle noch einmal erwähnt zu werden.

Zunächst hat sich ergeben, dass die Säugetiere in den Frühstadien der Entwicklung ihres Gliedmassenskelettes vollkommen mit den übrigen Tetrapoden, speziell den Amnioten, übereinstimmen. Insbesondere kann auch bei ihnen das so überaus charakteristische frühe Stadium der Gabelbildung zwischen einem als erstes Element zur Anlage gelangenden Basalstrange und einem ersten Seitenradius und das ebenso bezeichnende folgende Stadium der sogenannten Crossopterygier-Stufe mit der Anlage weiterer Seitenradien nachgewiesen werden. Vielfach tritt dieses letztere Stadium gerade bei den Säugetieren sowohl in der Hand- als auch in der Fussanlage in überaus deutlicher Ausbildung zutage und erinnert damit nicht blos an die Anordnung des larvalen Gliedmassenskelettes bei den Urodelen (vgl. Steiner, 1921, Fig. 14), sondern viel mehr noch an den Bauplan des Flossenskelettes der devonischen Crossopterygier *Sauripterus* oder *Eusthenopteron* (vgl. Gregory and Raven, 1941).

Das weitere Schicksal jeden Bestandteiles dieses ersten embryonalen Gliedmassenskelettes lässt sich einwandfrei verfolgen und ist, wie sich nunmehr mit grösster Sicherheit aussagen lässt, für sämtliche Tetrapoden in den Grundzügen das gleiche: aus dem Basalstrange geht die humero-ulnare sive femuro-fibulare Hauptachse hervor; der erste Seitenradius bildet den radialen sive tibialen Strahl, der stets in einem Praepollex resp. Praehallux endigt; der zweite Seitenradius wandelt sich in den intermedialen Strahl um, welcher vom eigentlichen Intermedium über zwei hintereinander gelegenen Centralia (die Centralia radialia sive tibialia) und dem ersten Basale zum ersten Finger (Daumen resp. grosse Zehe) führt. Sehr bezeichnend für alle Tetrapoden, schon von den Urodelen an, ist der grosse Abstand, welcher zwischen diesen beiden ersten Seitenstrahlen anfänglich zu beobachten ist und der erst

nachträglich durch die Anlagerung des intermedialen Stranges an den radialen resp. tibialen Strahl verschwindet. Der dritte Seitenstrahl ist dadurch charakterisiert, dass er stets vom intermedialen durch das Foramen interosseum getrennt wird; er enthält ursprünglich (Stegocephalen, einzelne Urodela) ebenfalls zwei hintereinander gelegene Centralia (die Centralia ulnaria sive fibularia) und bildet die Anlage des zweiten Fingers. Die folgenden Radien setzen sich lediglich über die entsprechenden Basalia in die Fingerstrahlen drei, vier und fünf fort, wobei nicht festgestellt werden kann, ob im vierten oder im fünften die Hauptachse ihre Verlängerung findet. Auf diese Weise wird während der Ontogenese bei jedem Tetrapoden ein Anlagemuster des Gliedmassenskelettes aufgebaut, das bald mehr, bald weniger deutlich an die Zusammensetzung erinnert, welche das Skelett der Gliedmasse der ältesten bekannten Landwirbeltiere, der labyrinthodonten Stegocephalen, aufgewiesen hat. Es darf deshalb mit einiger Berechtigung angenommen werden, dass diese Anordnung, wie sie schematisch in Figur 1 zur Darstellung gebracht worden ist, allen Tetrapoden als Bauplan bei der Entwicklung ihres Extremitätenskelettes zugrunde gelegen hat. Dies gilt insbesondere für die Mammalia, welche trotz der Ausbildung recht weitgehender Spezialisationen im grossen und ganzen im Aufbau ihres Extremitätenskelettes noch sehr ursprünglich geblieben sind. Typisch ist zum Beispiel die bei ihnen immer nach-

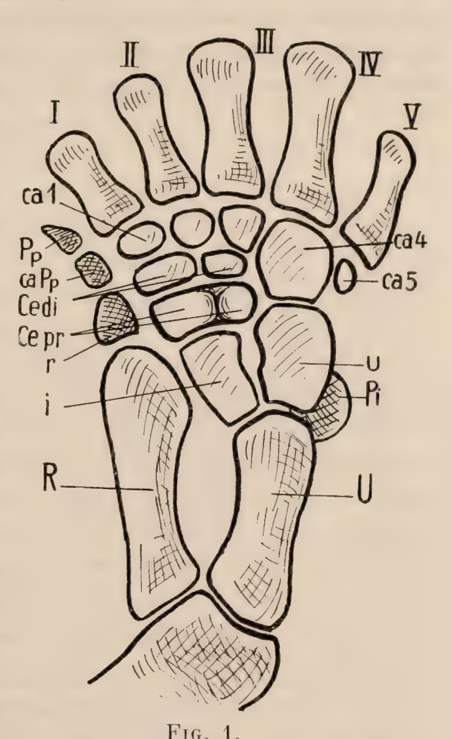


FIG. 1.
Bauplan des Gliedmassenskelettes beim primitiven Landwirbeltier.

*ca*1, *ca*4, *ca*5 = erstes, viertes, fünftes Carpale; *caPp* = Carpale praepollicis; *Cedi* = Centralia distalia; *Cepr* = Centralia proximalia; *i* = Intermedium; *Pi* = Pisiforme; *Pp* = Praepollex; *r* = Radiale; *R* = Radius; *u* = Ulnare; *U* = Ulna.

weisbare Anlage des Praepollex und Praehallux als terminale Endigung des radialen resp. tibialen Stranges (vgl. Fig. 2 und 3). Typisch ist auch die Anlage des intermedialen Stranges mit zwei hintereinander gelegenen Centralia radialia resp. tibialia, welche im Carpus zum Scaphoid verschmelzen, während im Tarsus das proximale Centrale tibiale mit dem Intermedium den Astragalus bildet und das distale Centrale tibiale den Hauptbestandteil des Na-

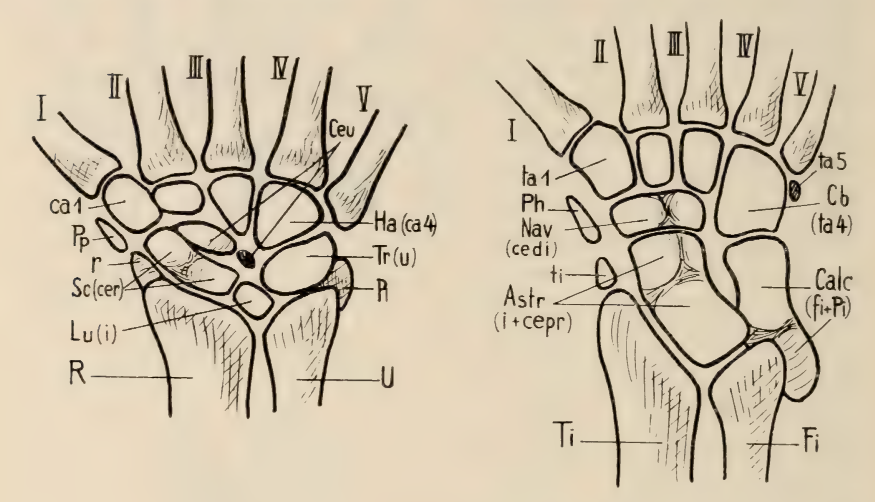


Fig. 2 und 3.

Typischer Aufbau des Gliedmassenskelettes der Säugetiere.
(Die nur noch als Rudimente embryonal in Erscheinung tretenden Elemente sind schraffiert angegeben worden.)

Fig. 2: Carpus. — *ca*1 = erstes Carpale; *Ceu* = Centralia ulnaria; *Ha* (*ca*4) = Hamatum (viertes Carpale); *Lu* (*i*) = Lunatum (Intermedium); *Pi* = Pisiforme; *Pp* = Praepollex; *r* = Radiale; *R* = Radius; *Sc* (*cer*) = Scaphoid (Centralia radiala); *Tr* (*u*) = Triquetrum (Ulnare); *U* = Ulna.

Fig. 3: Tarsus. — *Astr* (*i*+*cepr*) = Astragalus (Intermedium + Centralia proximalia); *Calc* (*fi*+*Pi*) = Calcaneus (Fibulare + Pisiforme); *Cb* (*ta*4) = Cuboid (viertes Tarsale); *Fi* = Fibula; *Nav* (*cedi*) = Naviculare (Centralia distalia); *Ph* = Praehallux; *ta*1 = erstes Tarsale; *ta*5 = rudimentäres fünftes Tarsale; *ti* = Tibiale; *Ti* = Tibia.

viculare tarsi darstellt. Typisch ist ferner das Auftreten wenigstens eines der Centralia ulnaria sive fibularia des folgenden Strahles. Es ist dies jenes Element, das bisher in der klassischen anatomischen Literatur als das eigentliche Centrale namhaft gemacht worden ist (vgl. die von E. Ch. Schmidt in der Tabelle 1

gegebene Identifizierung der Carpal- und Tarsalelemente im Basipodium der Säugetiere, *l. c.*, S. 119). Es kann nunmehr im Carpus als das Centrale ulnare distale erkannt werden, das oft selbständig bleibt, aber ebenso häufig mit dem Scaphoid verschmilzt. Im Tarsus ist das entsprechende Centrale fibulare distale schon in der Anlage mit dem Centrale tibiale distale zum Naviculare tarsi verschmolzen. Höchst bezeichnend ist endlich der bei einzelnen Säugetieren gelungene Nachweis einer rudimentären Anlage auch des zweiten Centrale ulnare resp. fibulare proximale, so dass wir bei den Säugetieren in einzelnen Fällen auch heute noch alle vier ursprünglichen Centralia auftreten sehen. Der für das Sprunggelenk des Säugetierfusses so charakteristische Calcaneus geht einwandfrei aus der Verschmelzung des Fibulare mit dem Pisiforme hervor, eine Entwicklung, welche schon bei den Reptilien anzutreffen ist. Was die übrigen Elemente anbetrifft, lässt sich feststellen, dass sie unverändert aus den entsprechenden Elementen des generalisierten Bauplanes der Tetrapodenextremität hervorgehen mit Ausnahme des fünften Carpale resp. Tarsale, das entgegen der allgemeinen Ansicht nicht im Hamatum resp. Cuboid aufgegangen ist, sondern vollständig reduziert wird, wobei im Tarsus der Marsupialia noch ein letztes Rudiment des fünften Tarsale embryonal nachgewiesen werden kann. Wie R. Broom verschiedentlich gezeigt hat, fand diese Reduktion schon bei den säugetierähnlichen Reptilien des Perms, den *Theriodontia* statt zusammen mit der Reduktion der Phalangen im 3. und 4. Finger, womit die typische Phalangenformel der Säugetiere erreicht wurde. Ebenfalls schon bei den *Theriodontia* kann eine eigentümliche Umgestaltung des ersten Carpale und Tarsale verfolgt werden, die in gleicher Ausbildung heute für alle Säugetiere, mit Einschluss der Monotremen, höchst auffällig ist. Es handelt sich um eine starke Verlängerung dieses ersten Basalelementes, wobei es seitlich auch mit dem zweiten Metacarpale resp. Metatarsale in gelenkige Verbindung tritt und dadurch dem ersten Finger eine allseitige grosse Bewegungsfreiheit und Opponierbarkeit verleiht. Tatsächlich ist die Opposition des ersten Finger- und Zehenstrahles bei allen Säugetieren embryonal sehr früh ausgeprägt. Wir können in allen diesen Eigentümlichkeiten, welche zu den typischsten Säugetiermerkmalen gehören, erneut nur wieder eine Bestätigung der schon seit langem und von sehr vielen Autoren (Tornier, Dollo, Abel, Klaatsch, u.v.a.m.)

geäusserten Ansicht erblicken, dass sie als adaequate Anpassungserscheinungen an eine arborikole Lebensweise der Säugetiervorfahren zu bewerten sind (vgl. auch den entgegengesetzten Standpunkt von Westenhöfer, 1926).

Der hier skizzierte Aufbau des Carpus und Tarsus der Säugetiere zeigt somit eine wesentlich andere Zusammensetzung als sie aus den üblichen schematischen Darstellungen in Hand- und Lehrbüchern entnommen werden kann. Besonders erwähnt sei z. B., dass die als echtes Radiale und Tibiale zu bezeichnenden Elemente nicht im Scaphoid resp. Astragalus enthalten sein können; als Bestandteile des ersten Seitenradius sind sie vielmehr an den distalen Enden von Radius und Tibia selbst zu suchen, wo sie bei Amphibien in der Tat noch als grosse selbständige Elemente vorkommen, sonst aber und speziell bei den Säugetieren meist nur noch als kümmerliche Rudimente zu erkennen sind.

Überblicken wir abschliessend die gesamte ontogenetische Entwicklung des Gliedmassenskelettes der verschiedenen Tetrapodengruppen, so können wir feststellen, dass ihnen allen unverkennbar ein gemeinsamer Bauplan zukommt, der offensichtlich schon auf der quastenflossigen Fischvorstufe der Landwirbeltiere vorgebildet worden ist. Man staunt im übrigen über das bei vielen Gruppen, so auch bei den Säugetieren, ausserordentlich konservative und zähe Festhalten an diesem überlieferten und ererbten Bauplan, dessen Grundzüge selbst in den aberrantesten und differenziertesten Gliedmassentypen, wie zum Beispiel jenen der Vögel oder der ungulaten Säugetiere, während der Ontogenese immer wieder aufgebaut wird und damit noch zu erkennen ist.

ERWÄHNTE LITERATUR

Bezüglich der erwähnten Literatur sei auf das in der Publikation von E. Ch. Schmidt angeführte Literaturverzeichnis (diese Zeitschrift, laufender Jahrgang, S. 126) verwiesen. Ausserdem sei noch aufmerksam gemacht auf:

1930. Broom, R. *The Origin of the Human Skeleton.* H. F. & G. Witherby, London.

1941. GREGORY, W. K. and H. C. RAVEN. *Studies on the Origin and Early Evolution of Paired Fins and Limbs.* Ann. New York Academy of Sc., Vol. 42, Art. 3.

1926. WESTENHÖFER, M. *Vergleichend-morphologische Betrachtungen über die Entstehung der Ferse und des Sprunggelenks der Landwirbeltiere mit besonderer Beziehung auf den Menschen.* Arch. Frauenkde Konstitutionsf., Bd. 12.

(Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich).

N° 14. F. E. Lehmann. — Über die Struktur des Amphibieneies.[1]

I. FRAGESTELLUNG.

DALCQ und PASTEELS haben neuerdings in verdienstvoller Weise für die Amphibien gezeigt, wie unvollständig bekannt die Entwicklungsphysiologie des Eies ist im Vergleich zu derjenigen der Gastrula. Schon die zahlreichen neueren Versuche von PENNERS und SCHLEIP (1928), MOTOMURA (1935) und ANCEL und VINTEMBERGER (1938) an Amphibieneiern liessen erkennen, dass der Eiinhalt allein durch Schwerewirkung umgeordnet werden kann. Im Zusammenhang damit wird die ursprüngliche Polarität der Eier, insbesondere die Lage des Urmundes verändert. Von DALCQ und PASTEELS stammt eine Hypothese, die sich auf zahlreiche Experimente von PASTEELS (Arch. de Biol., *49-52*, 1938/41) stützt und die alle Tatsachen einheitlich zu deuten versucht. Es soll einerseits der Dottergradient, der am vegetativen Pole maximal und am animalen Pole minimal sei, eine Rolle spielen und andererseits ein Feld, das in der Rinde des grauen Halbmondes sein Zentrum habe, massgebend für die Bestimmung des Anlagenmusters sein. Bei Verlagerungen des Eiinhalts soll die neue Lage des Dottergradienten zusammen mit dem nicht verlagerten Rindenfeld des grauen Halbmondes die Lage des Urmundes bestimmen.

Eigene Versuche an zentrifugierten *Tubifex*-Eiern über die Wirkung von Rindenfeldern auf die subkortikale Muttersubstanz der Polplasmen führten zu der Frage, ob nicht auch beim Amphibienei subkortikales Plasma eine Rolle spiele, das in der Hypothese von DALCQ und PASTEELS unberücksichtigt geblieben war. Ein erster Hinweis für meine Vermutung fand sich in einer fast unbekannt gebliebenen Arbeit von BANKI (Verh. X. Internat. Zoologen-Kongress, Budapest, 1929,

---

[1] Mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.

S. 375-384), in der für das Axolotl-Ei starke Verschiebungen des subkortikalen Plasmas („Bildungsplasmas" BANKI) im Gebiet des grauen Halbmondes beschrieben wurden. Ferner erörtert schon SPEMANN (1936) in seinem Buch die Möglichkeit, dass die Befunde von PENNERS und SCHLEIP durch Plasmaverlagerungen erklärt werden könnten. Er fügt hinzu (*l. c.*, S. 211): „Es läge dann eine sehr früh vorgenommene Organisatortransplantation mit den bekannten Folgen vor und die Einführung einer neuen Erklärung würde sich erübrigen."

Damit stellte sich die Frage, wie weit das Randzonenmaterial auf dem Eistadium durch subkortikales Plasma vertreten sei. Rein mengenmässig müsste das subkortikale „Marginalplasma" reichlich vorhanden sein; denn die Randzone der jungen Blastula umfasst einen beträchtlichen Teil der Keimsubstanz. Ferner müsste das Marginalplasma bei Verlagerungen des Eiplasmas massgebend für die neue Lage des Urmundes sein. Eigene Beobachtungen an Axolotleiern, die allerdings noch des weiteren Ausbaues bedürfen, sprechen zu Gunsten der angeführten Überlegungen.

II. Eigene Beobachtungen am Marginalplasma.

a) *Normalkeime.*

Werden frisch befruchtete oder auch unbesamte Eier vom Axolotl in Formalin fixiert und mit dem Skalpell halbiert, so findet sich auf der pigmentlosen vegetativen Hälfte, etwas oberhalb des Aequators, stets eine Anhäufung von subkortikalem Plasma (Fig. 1*a*), das deutlich pigmentiert ist. Wie Schnitte durch die Aequatorialzone (Fig. 1*b*) zeigen, ist dieses Plasma deutlich ringförmig in der ganzen marginalen Zone angehäuft. Im künftigen Dorsalbereich scheint der Ring anfänglich etwas breiter zu sein. Nach Entstehung des grauen Halbmondes wird er, im Zusammenhang mit den von BANKI beschriebenen Plasmaströmungen, gerade in dieser Zone sehr verwaschen und geht ohne jede scharfe Grenze in das weisse vegetative Material über. Im zentralen Bereich der animalen Kalotte findet sich unpigmentiertes, locker strukturiertes, wohl wasserreiches Material. Werden die Eier in konz. Ammonsulfatlösungen stark entwässert, so schrumpfen die 3 genannten Bezirke in verschiedener Weise. Auf dem sehr fest gewordenen vegetativen Sockel sitzt der Ring des marginalen Plasmas, der nun als solcher sichtbar ist, da das zentrale animale Material stark

geschrumpft ist. Mikroskopische Schnitte erweitern diese Befunde, indem sie zeigen, dass der vegetative Sockel arm an Plasma und reich an groben Dotterkörnern ist. Von einem deutlichen Dottergefälle konnte ich nichts bemerken. In der marginalen Zone ändert sich der Charakter des Eiinhalts ziemlich unvermittelt, was sich in einer Zunahme des Pigments, des Plasmagehalts und des Gehalts an kleinen Dotterkörnern äussert. Die vorliegenden Befunde und weitere Schnittbeobachtungen machen es wahrscheinlich, dass der

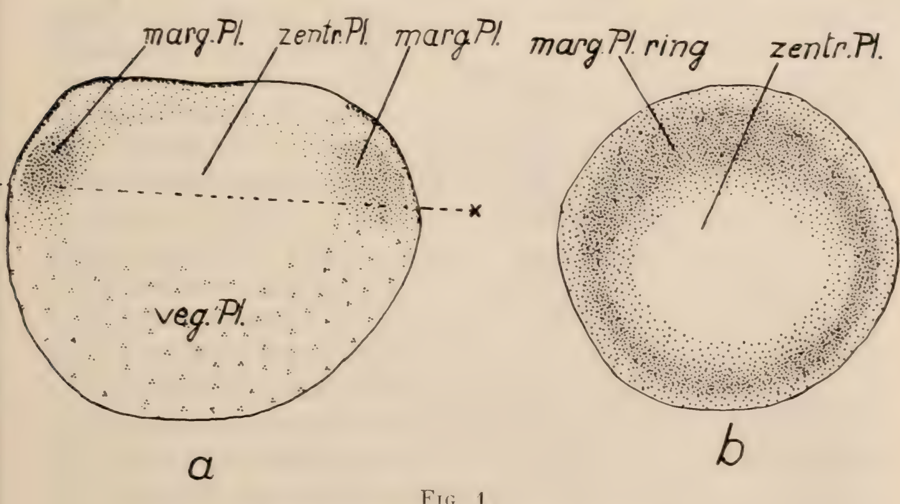


Fig. 1.

Struktur des normalen Axolotl-Eies.

a) Medianschnitt durch ein frisch abgelegtes Ei. Auf dem Sockel des pigmentarmen vegetativen Plasmas (veg. Pl.) sitzt der subkortikale Ring des marginalen Plasmas (marg. Pl.), deutlich erkennbar durch seine etwas stärkere Pigmentierung. Der Kern des schwammigen zentralen Plasmas (zentr. Pl.) ist weiss gelassen. Die Linie x——x bezeichnet die Schnittebene der Figur 1 *b*.

b) Aufsicht auf die Schnittfläche der vegetativen Kalotte eines gleichalten Eies nach aequatorialer Schnittführung auf der Höhe der Linie x——x der Figur 1 *a*. Der bilateralsymmetrische Ring des marginalen Plasmas ist sichtbar.

marginale Ring des subkortikalen Plasmas als Vorläufer des Randzonenrings der jungen Gastrula zu betrachten ist. Er zeigt, wie schon Banki beim Axolotl fand, nach Erscheinen des grauen Halbmondes Verschiedenheiten auf der dorsalen und der ventralen Seite. Entsprechende deutliche Verschiedenheiten fand ich auch an Furchungsstadien von *Bufo*.

b) *An Keimen mit verlagertem Eiinhalt.*

Die vorstehend geschilderten Beobachtungen führen zur naheliegenden Frage, wie sich das marginale Plasma verhält, wenn der Eiinhalt verlagert wird. Ausser den ausführlichen Beobachtungen von PENNERS und SCHLEIP (1928) am Froschei liegen keine neueren Angaben vor. Ich habe einige Versuche an Axolotleiern vor Bildung des grauen Halbmondes angestellt. Die Eier wurden mit dem vegetativen Pol nach oben in Zwangslage festgehalten. Nach einiger Zeit erschien im weissen Feld der charakteristische Bornsche Halbmond, ein ausgedehntes, halbmondförmiges Areal von grauer Färbung. Die Mitte dieses Halbmondes wurde mit Nilblau markiert. Sie bildete später die mediane Zone der dorsalen Urmundlippe. An der Grenze zwischen grauer und weisser Zone entstand der Urmund. Einige der gedrehten Eier wurden auf frühen Furchungsstadien fixiert und mit dem Skalpell halbiert. Medianschnitte zeigten, dass die Zone des Bornschen Halbmondes von grauem subkortikalen Plasma unterlagert war (Fig. 2) und dass an der von aussen sichtbaren Grenze zwischen Grau und Weiss das weisse vegetative Material begann. In unserem Falle wurde also der Bornsche Halbmond durch zusammenströmendes subkortikales Plasma der Marginalzone gebildet. Dieses Plasma bildet das Baumaterial der dorsalen Urmundlippe. Damit scheint mir ein erster Hinweis dafür erbracht zu sein, dass 1. bei Verlagerungen des Eiinhaltes der Urmund dort entsteht, wo marginales Plasma von craniodorsalem

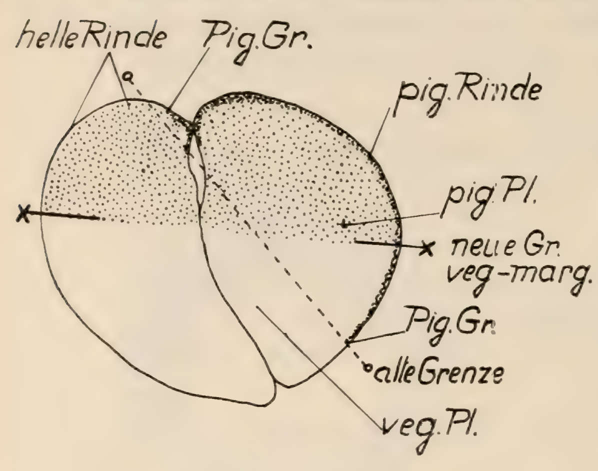


FIG. 2.

Medianschnitt durch ein Axolotl-Ei auf dem Zweizellenstadium, das kurz nach der Ablage in Zwangslage festgehalten worden war. Die alte Grenze zwischen marginalem und vegetativem Plasma ist durch die Linie o——o, die neue Grenze durch die Linie x——x bezeichnet. Die grau verfärbte Zone des Bornschen Halbmondes, bezeichnet durch „helle Rinde“, ist von pigmentiertem Plasma unterlagert. Der nach der Drehung am vegetativsten liegende Teil der pigmentierten Rinde liegt nun über weissem vegetativen Material.

Charakter an das weisse Material grenzt und 2. dass das Urdarmdach aus dem marginalen Plasma entsteht.

III. Deutung.

Die Schnittbilder aus der Arbeit von Schleip und Penners (1928) scheinen mir dieselbe Deutung zuzulassen. Die Autoren drehten die Eier von *Rana fusca* auf dem Zweizellenstadium. Da der Dotter in diesem Falle längs der Teilungsebene absinkt, dürfte der Ring des marginalen Plasmas oftmals zerrissen worden sein. Das würde die Häufigkeit von Doppelbildungen erklären. Die Bildung des Urmundes erfolgt an der Kontaktstelle von marginalem Plasma (wahrscheinlich „brauner Dotter" dieser Autoren) und Dotter. Der Umfang des eingerollten Materials dürfte von der Menge des vorhandenen marginalen, deutlich dunkler pigmentierten Plasmas abhängen. Das lässt sich aus den Figuren von Penners und Schleip ablesen. Ob die Befunde von Motomura, Ancel & Vintemberger und Pasteels in gleicher Weise gedeutet werden können, ist unsicher, da von diesen Autoren keine Schnittbilder veröffentlicht wurden. Immerhin lassen ihre Befunde unsere Deutung als möglich erscheinen. Besonders der Umstand, dass die Lage des neuen Urmundes eine gewisse Beziehung zur Lage des früheren grauen Halbmondes zeigt, lässt sich sehr gut mit der Vorstellung vereinbaren, dass sich der craniodorsale Anteil des Marginalplasmaringes, der ursprünglich im grauen Halbmond liegt, in vielen Fällen nur wenig aus seiner ursprünglichen Zone heraus verschieben wird.

Auch vergleichend-embryologisch wäre das Vorhandensein eines bilateral-symmetrischen Ringes von Marginalplasma sehr wohl verständlich. Man vergleiche dazu den Randzonenring der Fische und von Petromyzon. Das Muster des Ascidieneies zeigt ebenfalls Anklänge an diese Anordnung.

Mit der Feststellung, dass der Ring des subkortikalen Marginalplasmas („Bildungsplasma" von Banki) — schon im unbefruchteten Ei — als Vorläufer der späteren Randzone zu betrachten sei, ist selbstverständlich noch nichts über die entwicklungsmechanische Organisation des Marginalplasmas ausgesagt. Es ist vorderhand noch ungeklärt, wann das marginale Plasma seine vollständige dorsoventrale und craniocaudale Gefälleorganisation erwirbt, d. h. wann es zum

eigentlichen Organisationszentrum wird. Vergleichend-embryologische und experimentelle Tatsachen weisen auf die Phase von der Befruchtung bis zur ersten Furchungsteilung hin. Hier spielt sich die auffallende Symmetrisierungsreaktion bei der Bildung des grauen Halbmondes ab. Sie ist begleitet von ausgedehnten Plasmaverschiebungen an der Grenze von marginalem und vegetativem Plasma (Banki). Hier könnten sich also auch Reaktionen zwischen marginalem und vegetativem Plasma abspielen, für deren Bedeutung mancherlei spricht (Dalcq und Pasteels). Wenn nach der hier dargelegten Auffassung bei diesen Vorgängen dem marginalen Plasma eine wesentliche Rolle zukommt, so scheint mir dagegen wenig für eine führende Beteiligung der Eirinde zu sprechen, im Gegensatz zum *Tubifex-Ei*, bei dem die Polfelder der Rinde für die Bildung der Polplasmen wichtig sind (Lehmann 1940, 1941). Gerade die sichere Erwartung, dass auch beim Amphibienei die Rinde mitbeteiligt sein müsse, hat verschiedenen Autoren die Deutung der Befunde so sehr erschwert. Für weitere Versuche zur endgültigen Klärung der aufgeworfenen Fragen wäre es erwünscht, das Marginalplasma, das bei pigmentarmen Arten nicht erkennbar (Pasteels) ist, durch histochemische Reaktionen hervorzuheben. Jedenfalls zeigen unsere Beobachtungen jetzt schon, dass sich eine umfassende Theorie der Frühentwicklung der Amphibien gründlich mit den Eigenschaften und der Bedeutung des bisher zu wenig beachteten subkortikalen Plasmas, insbesondere des marginalen Plasmaringes, befassen muss.

(Aus dem Zoologischen Institut Bern.)

N° 15. **E. Hadorn und H. Gloor.** — Die Auswirkung eines Letalfaktors (lgl) bei *Drosophila melanogaster* auf Wachstum und Differenzierung der Gonaden [1].

1. Problemstellung.

Eine einzelne Genmutation wirkt sich in der Regel entwicklungsphysiologisch so aus, dass mehr als ein Merkmal verändert wird

[1] Ausgeführt mit Unterstützung durch die "Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich". Dem Kuratorium dieser Stiftung danken wir herzlich.

(Pleiotropie oder Polyphaenie). Wir können deshalb jedem mutierten Gen sein spezifisches Wirkungsmuster zuordnen. Die erste Aufgabe einer genphysiologischen Analyse besteht darin, ein möglichst vollständiges Inventar der genbedingten Merkmale morphologischer und physiologischer Art aufzunehmen. Nach dieser Vorbereitung muss untersucht werden, ob der mutierte Erbfaktor mosaikartig unter sich unabhängige Einzelphaene bedingt (primäre Pleiotropie), oder ob zwischen den einzelnen Merkmalen Abhängigkeitsbeziehungen bestehen (sekundäre oder korrelativ bedingte Pleiotropie: Hadorn 1940 [1]). Dann erst lässt sich etwas aussagen über Ort, Zeit und Art der Genwirkung.

In gleicher Weise hat auch eine Untersuchung über die Auswirkung eines Letalfaktors vorzugehen; denn hier tritt die Pleiotropie meist noch eindrücklicher als bei gewöhnlichen Mendelfaktoren in Erscheinung. Dabei wird für den Spezialfall des Letalfaktors das polyphaene Wirkungsmuster zu einem ausgesprochenen Schädigungsmuster. Die verschiedenen Organsysteme können dabei mehr oder weniger vom Normalen abweichen, und je nach ihrer entwicklungsphysiologischen Bedeutung werden sie zum Tode des Gesamtorganismus beitragen.

Die homozygoten Träger des Letalfaktors „*lethal giant larvae*" (Symbol: *lgl*; Locus 2; 0, 0) sterben nach Vollendung des Larvenlebens. In diesem Zeitpunkt haben, wie frühere Untersuchungen zeigten (Hadorn 1937 [2], 1938 [3], 1940 [4], 1941 [5]; Scharrer und Hadorn 1938 [6]), verschiedene Organe und Gewebe auf den überall anwesenden lgl-Faktor in dreifach verschiedener Weise reagiert:

a) Ohne Anzeichen von Schädigung: larvale Hypodermis und ihre Derivate; larvaler Verdauungstraktus und Malpighische Gefässe.

b) Spezifische Entwicklungs- resp. Wachstumshemmung: Ringdrüse, Speicheldrüsen.

c) Ausgesprochene Degeneration: Imaginalscheiben.

---

[1] Schweiz. Med. Wochenschr., 70.
[2] Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A., 23.
[3] Rev. Suisse Zool., T. 45.
[4] Schweiz. Med. Wochenschr., 70.
[5] Rev. Suisse Zool., T. 48.
[6] Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A., 24.

Es wird also vornehmlich das imaginale Entwicklungssystem von der Letalwirkung erfasst, während die larvalen Organsysteme weitgehend normal bleiben. Nach dieser Feststellung war es von besonderem Interesse zu untersuchen, wie der *lgl*-Faktor im Bereiche der Gonaden wirkt, da hier ein Organsystem vorliegt, das seine gesonderte Entwicklung frühembryonal beginnt, gleichmässig während des Larven- und Puppenlebens fortsetzt und erst in der Imago die Enddifferenzierung erreicht. Da sich ausserdem die Zellen der Keimdrüsen nach den beiden Qualitätspaaren „männlich-weiblich" und „germinativ-somatisch" differenzieren, so bieten sie einem Letalfaktor ein geeignetes Substrat zur Verwirklichung eines pleiotropen Schädigungsmusters.

2. Einfluss des Letalfaktors auf das Gonadenwachstum.

Die Kurven der Abbildung 1 zeigen, dass das Körperwachstum der Letallarven durch den *lgl*-Faktor nur unbedeutend beeinträchtigt wird. Es sind demnach die 100-stündigen Letallarven (*lgl*/*lgl*) im Mittel nur wenig kleiner als ihre gleichalterigen verpuppungsreifen Normalgeschwister (Heterozygote: *lgl*/*Cy*). Der

Tabelle 1.

Statistik der Körper- und Gonadengrösse für 100-stündige Larven.

			n	$M \pm \sigma M$	σ
Gonaden Durchmesser in μ	♀	normal	118	84,7 ± 1,09	11,8
		letal	98	64,8 ± 1,04	10,2
	♂	normal	116	181,3 ± 2,19	23,5
		letal	72	95,7 ± 2,17	18,3
Körperlänge in mm	♀	normal	61	4,79 ± 0,022	0,17
		letal	50	4,61 ± 0,033	0,23
	♂	normal	61	4,50 ± 0,025	0,19
		letal	36	4,23 ± 0,047	0,28

Unterschied zwischen den Mittelwerten ist in Tabelle 1 für beide Geschlechter angegeben.

Wird dagegen die Hodengrösse für Letal- und Normallarven auf verschiedenen Altersstadien verglichen, so finden wir einen sehr eindrucksvollen Unterschied. Schon für die 75-stündigen Larven stellen wir fest, dass alle *lgl*/*lgl*-Hoden abnorm klein sind. Der Unter-

schied gegenüber den Normalen verstärkt sich in den nächsten 25 Stunden. Das Wachstum des Letalhodens wird jetzt eingestellt, während in der gleichen Entwicklungsphase die normalen Hoden ausserordentlich intensiv wachsen und mit 100 Stunden das sechsfache Volumen eines gleichalten Letalhodens besitzen.

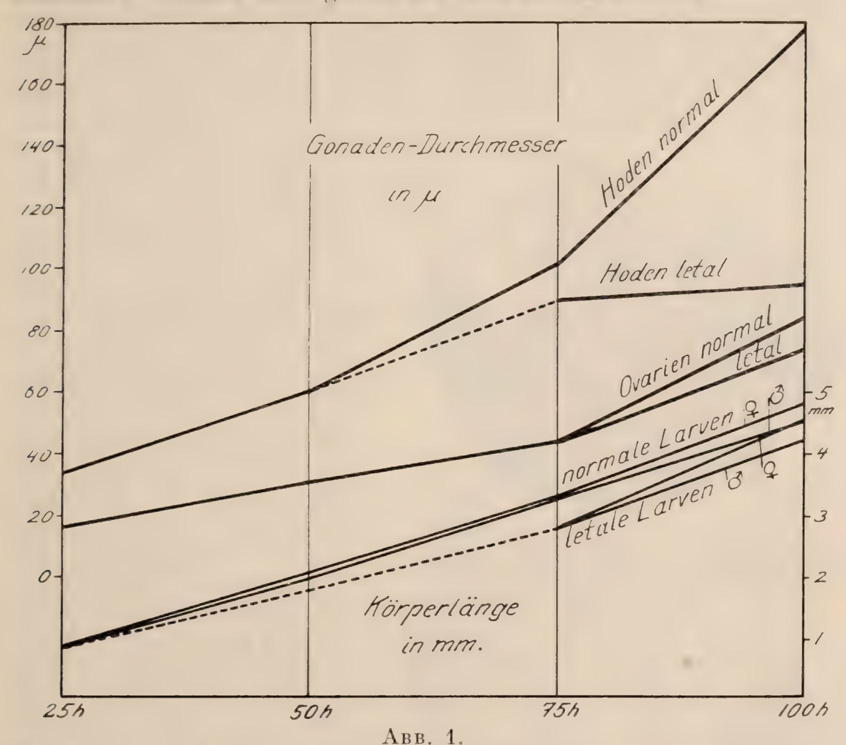


Abb. 1.

Wachstumskurven für die Körperlänge (in mm) und die Gonadengrösse (Querdurchmesser in μ) von Letallarven (*lgl/lgl*) und normalen Kontrollgeschwistern (*lgl/Cy*). Entwicklungsalter in Stunden von der Eiablage an gerechnet bei 25° C.

Eine entsprechende Wachstumshemmung lässt sich dagegen für die *lgl/lgl*-Ovarien nicht nachweisen. Aus Abbildung 1 und Tabelle 1 geht hervor, dass die letalen Ovarien nur wenig kleiner sind als die normalen. Erst mit 100 Stunden ist ein Grössenunterschied nachweisbar.

3. Das histologische Schädigungsmuster.

Die mikroskopische Untersuchung der *lgl/lgl*-Hoden zeigt, dass der Letalfaktor nicht nur eine organspezifische Wachstumshemmung bedingt, sondern überdies degenerative Prozesse im larvalen Hodengewebe bewirkt. Die Abbildung 2 stellt einen ty-

pischen Sagittalschnitt durch einen 100-stündigen Hoden einer Letallarve dar. Die Gonadenwand wird von einem normalen Epithel gebildet (Ep). Am caudalen Hodenpol befinden sich in einer dicht geschlossenen Gruppe die Kanalzellen (Kz). Diese somatischen Hodenzellen (vergl. GEIGY 1931 [1]) zeigen ausschliesslich normale Kern- und Plasmastrukturen. Charakteristisch für den *lgl*/*lgl*-Hoden ist zudem der Befund, dass der von Kanalzellen gebildete Komplex einen abnorm grossen Anteil am Gesamthodenvolumen einnimmt. Dabei ist die von den hyperplastisch vermehrten Zellen ausgefüllte Kalotte nicht nur relativ vergrössert in Bezug auf den abnorm kleinen Letalhoden, sondern ein *lgl*/*lgl*-Hoden besitzt auch bedeutend mehr Kanalzellen als ein gleichalteriger normaler Kontrollhoden.

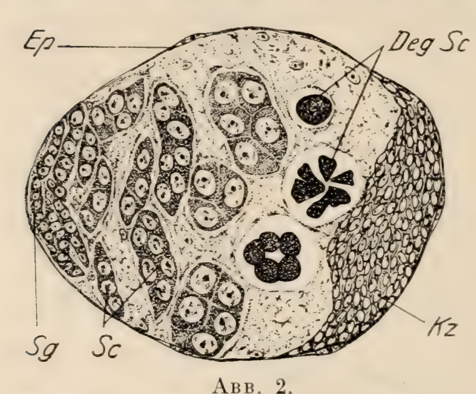


ABB. 2.
Sagittalschnitt durch einen Hoden einer 100-stündigen Letallarve. Vergr. 420.

Anders verhalten sich die germinativen Hodenelemente. Während die Keimzellen in einem 100-stündigen normalen Hoden aneinanderschliessend das gesamte Volumen ausfüllen, finden wir im letalen Hoden die Spermatogonien (Sg) und Spermatocyten (Sc) gruppenweise aufgelockert. Die Zwischenräume nehmen dabei in apicocaudaler Richtung an Grösse zu. Ausserdem erscheint bei den ältern Spermatocyten die Zellstruktur hochgradig degenerativ verändert (Deg. Sc.). Eine Grenze zwischen Kern und Plasma ist nicht mehr festzustellen. Die Zellen färben sich intensiv und homogen. Diese gewebsspezifische Degeneration setzt offenbar schon frühzeitig ein. Wir finden bereits bei 50-stündigen *lgl*/*lgl*-Larven die ersten degenerierenden Keimzellen.

Im Gegensatz zu den Hoden zeigen die larvalen Ovarien keine morphologisch sichtbaren Auswirkungen oder Schädigungen durch den Letalfaktor. Im Alter von 100 Stunden ist die Gewebs- und Zellstruktur noch völlig normal.

4. ENTWICKLUNGSLEISTUNG LETALER GONADEN NACH TRANSPLANTATION IN NORMALE WIRTE.

HADORN (1937 [2]) fand, dass transplantierte larvale *lgl*/*lgl*-Ovarien im Abdomen eines normalen Wirtes die Metamorphose überstehen und sich

[1] Rev. Suisse Zool., T. 38.
[2] Proc. Soc. exper. Biol. and Med., 36.

deutlich über dasjenige Stadium hinaus entwickeln, das sie im Letalorganismus bestenfalls erreichen. Bis zur Bildung reifer Eier aber konnten keine Transplantate gebracht werden. Transplantierte *lgl/lgl*-Hoden dagegen gingen im metamorphosierenden Wirte ausnahmslos zugrunde; eine über den larvalen Zustand hinausgehende Entwicklung scheint nicht möglich.

Wir haben jetzt diese Transplantationsexperimente erneut aufgenommen und fanden zunächst, dass der festgestellte Leistungsunterschied zwischen Hoden und Ovarien charakteristisch für den *lgl/lgl*-Genotypus ist. Unsere Experimente stützen sich nun auf insgesamt 104 transplantierte Ovarien und 74 transplantierte Hoden, wobei es sich nur um jene Fälle handelt, bei denen Operation und Metamorphose von den Wirtstieren überstanden wurde. Rund 90% der Ovar-Transplantate konnten in weiterentwickeltem Zustande aus den normalen Wirtsimagines herauspräpariert werden. Die ausfallenden 10% dürften auf Versuchsfehlern beruhen (Schädigung durch zu enge Transplantationsnadeln oder nachträgliches Ausstossen des Implantates). Von den Hodentransplantaten war meist überhaupt nichts mehr zu sehen; nur in seltenen Fällen fanden sich einzelne kümmerliche Gewebsreste im Wirtsabdomen.

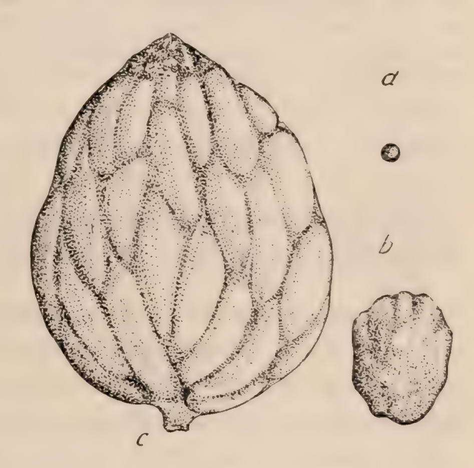


ABB. 3.
Entwicklungsleistungen von Ovarien. *a*: aus einer überlebenden Letallarve. *b*: Letales Ovar nach Transplantation in normalen Wirt. *c*: Normales Ovar gleichen Alters wie *b*. — Vergr. 40.

Die Entwicklungsunfähigkeit transplantierter *lgl/lgl*-Hoden ist verständlich, nachdem wir nun wissen, dass die germinativen Zellen der männlichen Gonade schon von einer fortschreitenden Degeneration erfasst sind, bevor die Überführung in einen normalen Wirt erfolgt. Diese Degeneration der Keimzellen ist offenbar irreparabel. Was aus den normal erscheinenden Kanalzellgruppen bei den transplantierten Hoden wird, konnten wir nicht feststellen.

Dass transplantierte *lgl/lgl*-Ovarien sich weiterentwickeln können, ist insofern einleuchtend, als bei ihnen bis zum Zeitpunkt der Transplantation noch keine Auswirkungen des Letalfaktors sichtbar manifest sind. Die Mehrleistung der Transplantate gegenüber der

möglichen maximalen Entwicklung im letalen Organismus ist aus Abbildung 3 ersichtlich. Die transplantierten Ovarien vermehren weiterwachsend ihr Volumen um ein Vielfaches. Schon äusserlich sind Eistränge sichtbar. Die Transplantate können ebensogut wie die wirtseigenen Ovarien mit den Ovidukten eine feste Verbindung eingehen, und ihre apikalen Enden zeigen bei der Sektion lebhafte Eigenbewegungen. Mit diesen Leistungen aber haben die *lgl*/*lgl*-Ovarien die Grenze des ihnen Möglichen erreicht. Das Wachstum wird eingestellt in einem Zustande, der äusserlich dem eines normalen Ovars bei einer frischgeschlüpften Imago entspricht. Die histologische Untersuchung der transplantierten *lgl*/*lgl*-Ovarien zeigt uns, dass gleichzeitig mit der Entwicklungshemmung eine Degeneration innerhalb der Eistränge einsetzt (vergl. auch GLOOR und HADORN 1942 [1]). Es gelingt zwar noch die Sonderung von morphologisch unterscheidbaren Eizellen und Nährzellen; aber eine Weiterentwicklung der Oocyten zu dotterreichen Eiern unterbleibt. Dazu kommen charakteristische Störungen innerhalb der Eikammern inbezug auf Zahl und Anordnung der Elemente. Damit ist gezeigt, dass der *lgl*-Faktor auch in der weiblichen Gonade zur entwicklungsunterbrechenden Auswirkung kommt.

5. Zusammenfassung und Deutung.

Über die entwicklungsphysiologische Auswirkung des *lgl*-Faktors im Bereiche der Gonaden wurde folgendes festgestellt:

a) Zu einer Zeit, da der Larvenkörper sich noch weiterwachsend fortentwickelt, wirkt der *lgl*-Faktor organspezifisch schädigend auf die larvalen Hoden. Im entsprechenden Entwicklungsalter zeigen die larvalen Ovarien keine Anzeichen eines Letalschadens.

b) Innerhalb des larvalen Hodens werden gewebsspezifisch nur die Keimzellen geschädigt; die somatischen Kanalzellen dagegen entwickeln sich übermässig stark. Diese Hyperplasie ist kaum auf eine direkte Auswirkung des *lgl*-Faktors zurückzuführen. Sie wäre eher aufzufassen als Korrelationsstörung, die zustandekommt durch den Ausfall des germinativen Gonadenanteils.

---

[1] Archiv Jul. Klaus-Stiftung, Zürich 17.

c) Die degenerierenden Spermatocyten reagieren auf den *lgl*-Faktor in ähnlicher Weise und während der gleichen Entwicklungsphase wie die Zellen der Imaginalscheiben. (Hadorn 1938 [1].)

d) In den Ovarien des *lgl*/*lgl*-Genotypus macht sich der Letalfaktor viel später als in den Hoden geltend. Er führt zur Entwicklungseinstellung und Degeneration der Keimzellen erst nach der Metamorphose in der frischgeschlüpften Fliege.

e) Der zeitliche Unterschied im Manifestwerden der *lgl*-Wirkung bei den Gonaden verschiedenen Geschlechts kann auf verschiedene Arten erklärt werden:

1. Deutung: Der *lgl*-Locus ist primär stärker an der Hodenentwicklung als an der Ovarentwicklung beteiligt; deshalb wird bei der *lgl*-Mutante die männliche Gonade anders, intensiver und frühzeitiger geschädigt als die weibliche.

2. Deutung: Der *lgl*/*lgl*-Hoden wird nur deshalb früher geschädigt als das Ovar, weil seine Keimzellen bereits im Larvenstadium einen Entwicklungszustand erreichen, in den die Eizellen erst nach Ablauf der pupalen Entwicklung eintreten. Danach würde bei beiden Geschlechtern ungeachtet des zeitlichen Unterschiedes entwicklungsphysiologisch Gleichwertiges von der Letalwirkung betroffen. Für diese Deutung spräche die Tatsache, dass beim normalen Drosophilamännchen die Gonaden früher intensiv wachsen und zeitiger reifen als beim Weibchen.

Eine Entscheidung zwischen den beiden Erklärungsmöglichkeiten ist deshalb nicht erlaubt, weil wir kein Kriterium kennen, nach dem eine Gleichsetzung bestimmter entwicklungsphysiologischer Zustände in Ovar und Hoden möglich wäre. So können z.B. die Oocyten und Spermatocyten I. Ordnung, wenn sie in die Reifeteilung eintreten, nicht als etwas entwicklungsphysiologisch Gleichwertiges aufgefasst werden, da die beiden Zelltypen bereits verschiedenartige Zustandsänderungen durchlaufen haben.

f) Das Verhalten der Gonaden wie auch die Leistung der andern Organsysteme innerhalb des letalen *lgl*/*lgl*-Genotypus zeigt, wie

[1] Rev. Suisse Zool., T. 45.

ausserordentlich kompliziert das pleiotrope Wirkungsmuster eines entwicklungsphysiologisch bedeutungsvollen Erbfaktors sein kann.

(Aus dem Zoologisch-Vergl. Anatomischen Institut der Universität Zürich.)

N° 16. **Therese Leuenberger.** — Das Verhalten der Farbzellen von Triton in Larven der Unke (*Bombinator pachypus*) bis zur Metamorphose.

Einleitung.

Seit DuShane gezeigt hat, dass die Farbzellen der Amphibien aus der Neuralleiste stammen, hat man es in der Hand, sie auf einen fremden Wirt zu übertragen. Dies geschieht durch Transplantation der Neuralleiste im Neurulastadium. Von da wandert Zellmaterial der Leiste in die Haut des Wirtes aus und wird dort zu Pigmentzellen ausgefärbt. Wenn solche Pigmentverpflanzungen vorgenommen werden, so liegt ihnen die Frage nach den morphogenetischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Amphibienarten zu Grunde. Wie weit entwickeln sich die Pigmentzellen in einer genetisch fremden Umgebung selbständig, d. h. herkunftsgemäss ? Inwiefern werden sie aber vom fremden Milieu beeinflusst, sich anders zu verhalten als im genetisch arteigenen Tier ?

Die Tabelle fasst die wichtigsten über das Pigmentproblem bei Amphibien bereits erschienenen Arbeiten zusammen. Morphologisch, d. h. in Grösse, Farbe und Verzweigungsart entwickelten sich die fremden Farbzellen in allen Fällen rein herkunftsgemäss. Für das von ihnen gebildete Muster ergibt sich dagegen mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad von Wirt und Spender ein Übergang von herkunftsgemässem in mehr und mehr wirtsgemässes Verhalten. Ich erhielt von Herrn Prof. Baltzer die Anregung, im Anschluss an seine Arbeit Laubfrösche mit implantierter Tritonleiste herzustellen, nachdem er selbst solche Chimären bereits hergestellt und in einer kurzen Mitteilung beschrieben hatte. Ich

fand jedoch, dass an Stelle des Laubfrosches die Unke besonders interessant ist als Wirt für eine Urodelenneuralleiste.

Morphologie und Lagerung.

Die Haut der jungen Unkenlarve besitzt übereinandergelagert zwei Pigmentsysteme. Dem Körper dicht aufliegend das subcutane System. Darüber, durch eine lockere, bindegewebige Schicht vom Körper abgehoben, das adepidermale System aus fadenförmigen Melanophoren, die untereinander ein orthogonales Netzmuster bilden. Die Bezeichnungen subcutan und adepidermal stammen von Elias. Larven höherstehender Anuren wie des Laubfrosches besitzen nur ein subcutanes Farbsystem, während die Urodelen im Gegenteil nur das adepidermale besitzen, das jedoch gleichzeitig dem Körper anliegt, ohne dass sich eine trennende Schicht bildet wie bei den Anurenlarven. Entsprechend dieser Lagerung erklärt Elias das adepidermale Farbsystem der Unkenlarve für homolog, d. h. morphologisch-entwicklungsgeschichtlich gleichbedeutend mit den in der Haut gleichgelagerten Melanophoren der Urodelen.

Beim Transplantationsexperiment entwickeln sich die *Triton*-Melanophoren in der Unke in ihren morphologischen Merkmalen rein herkunftsgemäss. Sie sind an ihrer Grösse von den

Tabelle.

Autor	Spender	Wirt	Verwandtschaftsgrad	Verhalten der Farbzellen	
				Morphologie	Muster
Twitty	Triturus	Triturus	gleiche Gattung	herkunftsgemäss	herkunftsgemäss
Rosin	Axolotl	Molch	verschiedene Familien	herkunftsgemäss	in hohem Grade wirtsgemäss
Baltzer	Laubfrosch	Molch Axolotl	verschiedene Ordnungen	herkunftsgemäss	überwiegend wirtsgemäss

subcutanen Unkenmelanophoren zu unterscheiden. Was aber ihre Lagerung in der Haut anbetrifft, so besiedeln sie in der Unke das adepidermale Pigmentsystem, obschon sie den subcutanen Wirtsmelanophoren morphologisch viel ähnlicher sind als den adepidermalen. Dies kommt in Abbildung 2 zum Ausdruck. *Triton*-Zellen und adepidermale Unkenmelanophoren sind dort scharf abgebildet, weil sie in der gleichen Ebene liegen. Diese Lagerung der *Triton*-Melanophoren in der adepidermalen Hautschicht ist ein

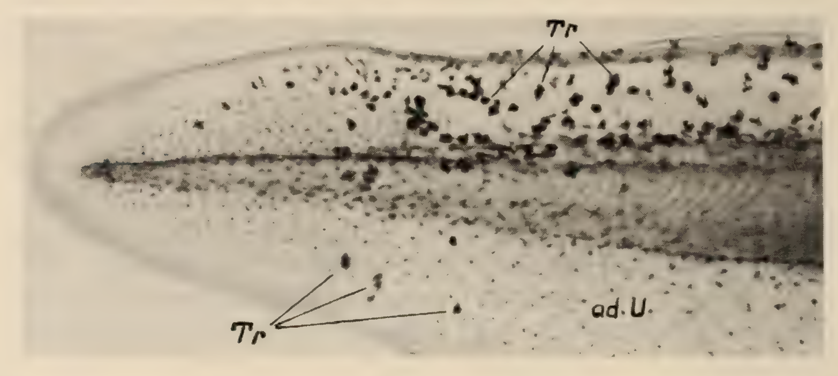


Abb. 1.

Schwanz einer chimärischen Unkenlarve, 7 Tage nach Neurulation. Die *Triton*-Melanophoren (*Tr*) ordnen sich ins Farbmuster des Wirtes ein. *ad.U* = adepidermale Unkenmelanophoren. Vergr. 20 ×.

experimenteller Beweis für die Elias'sche Ansicht über die stammesgeschichtliche Homologie von Urodelen- und adepidermalem Unkenpigmentsystem.

Musterbildung.

Es ist bekannt, dass das Milieu, in dem die Farbzellen liegen, als Musterbildungsfaktor in Betracht kommt. Deshalb ist bei der chimärischen Unkenlarve der Schwanz am besten für Musteruntersuchungen geeignet. Dort liegt die Epidermis wie bei den Urodelen dem Körper dicht auf; die beiden Farbsysteme stehen somit unter ähnlichen Milieueinflüssen. Die normale *Triton*-Larve hat im Schwanz nur einen dorsalen Längsstreifen, die Muskulatur wird von Pigmentzellen frei gelassen. Bei der normalen Unkenlarve ist dagegen nur die Muskulatur der vordern Schwanzhälfte pigment-

frei, in der hintern Hälfte aber von zahlreichen adepidermalen Melanophoren besiedelt. Ein weiterer Gegensatz zwischen den beiden artspezifischen Mustern ist, dass bei *Triton* in diesem Alter der Flossensaum noch pigmentfrei, bei der Unke aber dicht mit adepidermalen Melanophoren besetzt ist. Im Schwanz der Chimäre, auf Abbildung 1, machen die ordnungsfremden *Triton*-Farbzellen in auffallender Weise das Wirtsmuster mit. Sie liegen im Flossensaum, lassen die Muskulatur in der vordern Schwanzhälfte frei, liegen aber hinten darüber hinweg bis in den ventralen Flossensaum verstreut.

Am Rumpf sind die Verhältnisse weniger klar. Zwar erscheinen sowohl Wirts- wie Spendermelanophoren 1—2 Tage bevor sich die trennende Schicht zwischen den beiden Pigmentsystemen ausbildet. Die *Triton*-Melanophoren zeigen dann eine Tendenz, sich in der Unkenlarve in zwei Längsstreifen, einen der dorsalen Mediane und den anderen der Grenze zwischen Muskulatur und Dotter entlang, einzuordnen. Aber die *Triton*-Larve hat ein ähnliches zwei-Längsstreifenmuster wie die Unke in diesem frühen Stadium, so dass nicht ohne weiteres zu sagen ist, ob es sich um wirts- oder herkunftsgemässes Verhalten handelt.

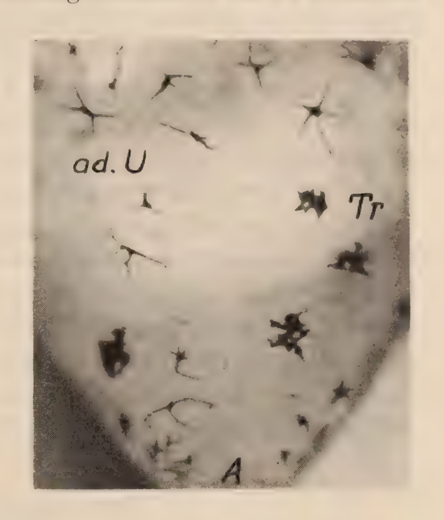


Abb. 2.

Bauchfläche einer chimärischen Unkenlarve von *Triton*-Melanophoren besiedelt. 7 Tage nach Neurulation. *A* = After; *ad.U.* = adepidermale Unkenmelanophoren; *Tr* = *Triton*-Melanophoren. Vergr. 50 ×.

Nach Ergebnissen von Twitty an *Triturus* spielen bei der Bildung des artspezifischen Musters die nachbarschaftlichen Beziehungen der Farbzellen zu unterliegenden Organen — dort sind es Neuralrohr und Somiten — eine entscheidende Rolle. In der Weiterentwicklung der chimärischen Unke werden nun aber die *Triton*-Farbzellen vom Körper und damit von den unterliegenden Organen durch jene lockere Zwischenschicht abgehoben. Wenn die Twitty'schen Ergebnisse allgemein Gültigkeit haben, so muss sich

diese Trennung auf die Musterbildung der *Triton*-Melanophoren auswirken. Tatsächlich kann man an den Unkenchimären mit abgehobener Epidermis eine Auflösung des von ihnen zuerst gebildeten Streifenmusters feststellen. Die *Triton*-Zellen liegen später völlig unorientiert und regellos verstreut. Auch BALTZER hat bei seinen Laubfroschchimären ein zerstreutes Muster der *Triton*-Zellen festgestellt. Damit haben sich die TWITTY'schen Ergebnisse über Organeinflüsse als allgemein gültig erwiesen in dem Sinne, dass der richtende Einfluss irgendwelcher Organe auf irgend eine Art Pigmentzellen verloren geht, wenn diese aus ihrer unmittelbaren Nähe entfernt werden.

Noch in einem andern Merkmal verhalten sich die *Triton*-Farbzellen wirtsgemäss. Urodelen und Anuren zeigen ein entgegengesetztes Verhalten für die Besiedelung des Bauches. Bei der ältern Unkenlarve ist die ganze Bauchfläche von den beiden typischen Pigmentschichten besiedelt. Beim *Triton* dagegen bleibt die Bauchfläche dauernd frei. In der chimärischen Unkenlarve auf Abbildung 2 sind *Triton*-Melanophoren bis auf die Bauchfläche vorgedrungen, was sie in ihrer normalen Umgebung nie getan hätten.

EXISTENZFÄHIGKEIT.

Es fragt sich bei dieser xenoplastischen Leistenverpflanzung, wielange die ordnungsfremden Farbzellen im Wirt erhalten bleiben. BALTZER machte bei seinen Urodelen mit Laubfroschpigment die Beobachtung, dass nach 5—6 Wochen die fremden Farbzellen verschwinden. Auch bei meinen chimärischen Unkenlarven beobachtete ich in mehreren Fällen eine Degeneration der *Triton*-Farbzellen. Doch trat das überwiegend bei schlecht ernährten und deshalb in ihrer Entwicklung gehemmten Wirten auf. Es scheinen also Aussenfaktoren dabei eine Rolle zu spielen. In rasch sich entwickelnden Tieren erhielten sich die *Triton*-Melanophoren dagegen und waren meist bis wenige Tage vor der Metamorphose zu erkennen. Dann wird die Epidermis so dicht mit Wirtspigment besiedelt, dass die *Triton*-Zellen überdeckt und der Sicht entzogen werden. Es kann deshalb noch nicht gesagt werden, ob sie auch die Metamorphose überstehen. Immerhin ist die Existenzfähigkeit der *Triton*-Melanophoren im ordnungsfremden Gewebe erstaunlich gross.

LITERATUR

1940. BALTZER, F. *Über das Verhalten ordnungsfremder Pigmentzellen bei Amphibienlarven.* Verh. S.N.G., 120. Versammlung. Locarno.

1941. —— *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. Suisse de Zool., 48.

1935. DU SHANE, G. P. *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* J. exp. Zool., vol. 72.

1936. ELIAS, H. *Die Hautchromatophoren von Bombinator pachypus und ihre Entwicklung.* Z. Zellforsch., Bd. 24.

1937. —— *Zur vergl. Histologie und Entwicklungsgeschichte der Haut der Anuren.* Z. mikrosk.-anat. Forsch., Bd. 41.

1939. —— *Die adepidermalen Melanophoren der Discoglossiden, ein Beispiel für den phylogenetischen Funktionswechsel eines Organs, seinen Ersatz in der frühern Funktion durch ein neues Organ und sein schliessliches Verschwinden.* Z. Zellforsch., Bd. 29.

1940. ROSIN, S. *Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 47.

1936. TWITTY, V. C. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* J. exp. Zool., Bd. 74.

(Zoologisches Institut Bern.)

No 17. **A. Stäuble.** (Freiburg, Schweiz). — Über den Brustschulterapparat sowie die hypaxonische Rumpfmuskulatur bei den *Amblystomidae* und *Hynobiidae*[1].

Die Entwicklung des Brustschulterapparates der Anuren sowie der Salamandriden ist in neuerer Zeit durch verschiedene Autoren untersucht und einigermassen sichergestellt worden. Gerade für die offenbar besonders wenig evoluierten Gruppen der *Amblystomidae* und *Hynobiidae* wurde dagegen die Morphogenese dieser Organe, mit Ausnahme der Angaben von WIEDERSHEIM (1889/90/92) über den Axolotl, nicht näher un-

[1] Die ausführliche Arbeit erscheint in der *Revue Suisse de Zoologie*, T. 49.

tersucht. ENGLER hat 1929 für *Salamandra* eine „unpaare" Anlage des autochthon entstehenden Sternums festgestellt und dieses Verhalten als für die Urodelen typisch bezeichnet, während nach WIEDERSHEIM beim Axolotl und bei *Salamandra maculosa* Laur. das Brustbein ausdrücklich eine paarige Anlage erfahren soll. Aus dem Gesagten rechtfertigt sich bereits die vorliegende Untersuchung, wobei im weiteren auch Veränderungen beobachtet wurden, die sich am Brustschulterapparat des Axolotl während der Metamorphose abspielen und offenbar für eine mehr oder weniger weitgehende Adaptation ans Landleben charakteristisch sind. Schliesslich sollen einige Resultate mitgeteilt werden, welche die hypaxonische Rumpfmuskulatur dieser Gruppen betreffen.

1. *Ontogenese des Sternums.*

1. Die vorknorpelige Anlage des Sternums von *Amblystoma mexicanum* (Sharo) ist bei einer Larve von 60 mm Länge deutlich paarig. Nur die schwachen Mesenchymverdichtungen an den vorderen Enden der craniad konvergierenden Sternalstreifen lassen, höchst wahrscheinlich wegen der geringen Differenzierung, die Trennung nicht deutlich erkennen.

2. Die Verknorpelung schreitet caudocraniad fort. In dem Zeitpunkt, in welchem die vorderste Partie der Anlage verknorpelt, ist diese hier bereits deutlich unpaar geworden.

3. Die vorliegenden Schnittserien scheinen dafür zu sprechen, dass das Material der Sternalstreifen zum grossen Teil aus den Myocommata der *Rectus*-Muskulatur stammt.

4. Die ontogenetischen Daten erlauben keine Schlussfolgerung auf ein Sternum, das phylogenetisch-primär costaler Natur gewesen wäre.

5. Eine phylogenetisch-primäre Form des Sternums ist möglicherweise bei *Necturus maculatus* Raf. gegeben. Es besteht hier aus zur Hauptsache transversal ausgedehnten Knorpelstücken, die, segmental hintereinander gelegen, die beidseitigen *Myocommata* der *Rectus*-Muskulatur verbinden (WIEDERSHEIM 1892).

6. Bei *Hynobius peropus* Boul. ist ebenfalls eine im Wesentlichen paarige Anlage des Sternums vorhanden. Die Sternalstreifen

liegen aber zuerst der *Rectus*-Muskulatur oberflächlich auf, während sie beim Axolotl ab origine der Bauchmuskulatur medial ansitzen. Im übrigen entwickelt sich das *Hynobius*-Sternum ähnlich dem des Axolotl.

7. In einer umfangreichen Arbeit über „*The ontogeny and phylogeny of the sternum*" vertritt Hanson 1919 die Auffassung, dass der Sternalapparat sog. primitiver Tetrapoden, und, wie der Autor ausdrücklich bemerkt, offenbar auch bei „*Siredon*" wenigstens in seiner vordersten Partie in Kontinuität mit der *Pars coracoidea* angelegt und erst später von dieser abgegliedert werde. Demgegenüber geht aus meinen Befunden sowohl für die untersuchten *Hynobius*-Arten, wie auch für *Amblystoma mexicanum* (Sharo) mit aller Deutlichkeit hervor, dass von einem solchen Zusammenhang keine Rede sein kann.

2. *Ontogenese des Schultergürtels.*

Vergleicht man den Brustschulterapparat des neotenischen Axolotl mit demjenigen des metamorphosierten, so fällt in der *Norma basilaris* zunächst die abweichende Proportionierung auf. Der Gürtel der Wasserform ist kurz und breit. Die *Fossae glenoidales* sind relativ kleiner. Die Ossifikation des Gürtels ist wesentlich geringer. Demgegenüber zeigt die ventrale Gürtelansicht der Landform relativ geringere Breite, grössere *Fossae glenoidales* und weit stärkere Verknöcherung. Gestalt und Struktur des Brustschulterapparates zeigen also eine deutliche Beziehung zu den Unterschieden in der funktionellen Beanspruchung. Besonders auffallend ist das auch in der Extremitätenmuskulatur. Zum besseren Vergleich von Wasser- und Landform wurden thyroxinbehandelte, fast ganz metamorphosierte Tiere mit gleich alten Kontrollarven verglichen. Die entsprechenden Schnittserien lassen eine auf diesen Stadien beschleunigte Entwicklung des Sternums der Thyroxintiere und eine stärkere Ossifikation des Skelettes erkennen.

Bei einem thyroxinbehandelten Axolotl von 49 mm Länge ist das Sternum mit dem rechten Coracoid auf breiter Ausdehnung verwachsen. Möglicherweise handelt es sich um eine durch die Thyroxinwirkung bedingte Disharmonisierung des Entwicklungsgeschehens.

Bei *Hynobius peropus* Boul. zeigt der Vergleich des Brustschulterapparates eines erwachsenen Tieres mit dem einer Larve von 47 mm Länge im Wesentlichen gleiche Proportionierung. Der larvale Schultergürtel ist in einem Wachsplattenmodell in 50-facher Vergrösserung dargestellt worden. Die Ossifikation hat erst begonnen. Die Formbildung des Sternums ist noch nicht abgeschlossen. Am caudalen Ende trägt das Sternum zwei Fortsätze, die später als solche verschwinden.

Ein Vergleich der Gürtel verschiedener *Urodelen* ergibt, dass mit fortschreitender Adaptation ans Landleben die Ossifikation stärker wird; ferner kommt bei mehr oder weniger weitgehender kataplastischer Verkleinerung der freien Extremitäten namentlich eine Verschmälerung der drei Hauptabschnitte (*Pars coracoidea*, *Pars procoracoidea* und *Pars scapularis*) zustande.

3. *Hypaxonische Rumpfmuskulatur.*

Die Seitenrumpfmuskulatur besteht beim neotenischen Axolotl aus vier deutlich unterscheidbaren Schichten. Von aussen nach innen folgen: *M. obliquus externus superficialis*, *M. obliquus externus profundus*, *M. obliquus internus*, *M. transversus*. Die Fasern des *M. obliquus externus superficialis* verlaufen ventrocaudad und steil (Hauptausdehnung: dorsoventral). Die beiden mittleren Schichten *(M. obliquus externus profundus* und *M. obliquus internus)* zeigen gekreuzten Faserverlauf. Die Fasern sind stark geneigt. Der *M. transversus* verläuft wieder steil und ventrocraniad. Nach Hofbauer 1934 würde im Faserverlauf zwischen aquatilen und vorwiegend terrestrischen Urodelen ein wesentlicher Unterschied bestehen. Dabei unterscheidet dieser Autor aber auf alle Fälle nur drei Schichten der Seitenrumpfmuskulatur, wobei die mittlere bei den Wasserformen ventrocraniad, bei den Landformen dagegen ventrocaudad verlaufen soll. Der Widerspruch zu meinen Befunden ist offensichtlich darin begründet, dass Hofbauer im einen Fall den *M. obliquus externus profundus*, im andern aber den *M. obliquus internus* nicht festgestellt hat. Die ventrale Rumpfmuskulatur wird durch den schwachen *M. rectus superficialis* und den kräftigeren *M. rectus profundus* gebildet. Im Gegensatz zu den Angaben von Hofbauer finde ich bei Wasser- und Landform wesentlich gleiche

Streichrichtung und in beiden Fällen vier Schichten. Der *M. obliquus internus* der Landform ist jedoch auffallend schwach und vielleicht gerade deshalb von HOFBAUER übersehen worden. Dagegen stimmen meine Befunde überein mit den von MAURER (1892/1911) für den Axolotl beschriebenen Verhältnissen.

Dank einem umfangreichen Material von zwei *Hynobius*-Arten konnte auch die Muskulatur dieser primitiven Urodelen erstmalig genauer untersucht werden. Dabei fand ich in Schnittserien von *Hynobius peropus* Boul. von 37-47 mm Länge wiederum deutlich die vier erwähnten Schichten der Seitenrumpfmuskulatur. Der *M. obliquus externus profundus* erstreckt sich aber hier nicht bis zur Rückenmuskulatur. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die dorsoventrale Ausdehnung des *M. obliquus internus* bis zum dorsalen Rande des *M. obliquus externus profundus* reduziert, und es findet eine oberflächliche Verschmelzung der beiden mittleren Schichten (*M. obliquus externus profundus* und *M. obliquus internus*) statt, sodass die genannten Elemente zunächst als ein einziger Muskel imponieren. Der Faserverlauf ist gleich wie beim Axolotl. Beim erwachsenen *Hynobius* fehlt die an *Amblystoma* festgestellte Differenzierung der *Rectus*-Muskulatur.

An den *Hynobius*-Arten ist im Vergleich zum neotenischen Axolotl eine sehr viel stärkere Ausbildung der Schultergürtelmuskulatur zu beobachten, was offensichtlich mit der grösseren mechanischen Beanspruchung bei terrestrischer Lokomotion zusammenhängt.

WICHTIGSTE LITERATUR

1929. ENGLER, E., *Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterapparates der Urodelen.* Acta zool., Bd. X.

1919. HANSON, E. B., *The ontogeny and phylogeny of the sternum.* Amer. Journ. Anat., Vol. 26.

1934. HOFBAUER, K., *Untersuchungen an der Rumpfmuskulatur einiger urodeler Amphibien.* Biologia generalis, Bd. X.

1929. KÄLIN, J., *Über den Brustschulterapparat der Krokodile.* Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXIV.

1892. MAURER, F., *Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien, etc.* Morph. Jahrb., XVIII.

1911. —— *Die ventrale Rumpfmuskulatur von Menobranchus, Menopoma und Amphiuma, etc.* Jena. Zeitschr., Bd. 47.

1889. Wiedersheim, R., *Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 4.

1890. —— *Weitere Mitteilungen über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 5.

1892. —— *Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere.* Jena.

Tome 49, nº 18. — Septembre 1942.

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich
Direktor: Prof. Dr. B. Peyer.

Die Tierreste aus der spätbronzezeitlichen Siedlung Crestaulta (Kanton Graubünden) nach den Grabungen 1935-1938

von

JAKOB RÜEGER
(Zürich)

Vorwort.

Das Knochenmaterial, über das in der vorliegenden Arbeit berichtet werden soll, ist dem Zoologischen Museum der Universität Zürich in den Jahren 1935 bis 1938 durch Herrn Kreisförster W. Burkart in Chur zugesandt worden. Dieser sehr verdiente Urgeschichtsforscher, der eine ganze Anzahl prähistorischer und frühhistorischer Siedlungen entdeckt und untersucht hat, überliess uns auf unseren Wunsch einige nähere Angaben über den Fundort, die wir gerne an dieser Stelle verwenden.

Der 55 m lange und 25 m breite Hügel Crestaulta, auf dem Gebiete der Gemeinde Lumbrein, liegt fast zu hinterst im Lugnezertobel, in einer recht abgelegenen Gegend, nahe dem heutigen Dörfchen Surrhin in etwa 1300 m Höhe. Durch ununterbrochene, wohl 300 bis 400 Jahre dauernde Ansiedlung ist auf dem Hügelplateau eine 1 bis 3 m mächtige Kulturschicht abgelagert worden. Auf der Westseite sind drei übereinanderliegende Wohnhorizonte mit Hüttenanlagen festgestellt, welch letztere alle durch Feuer zerstört worden sind.

Sehr zahlreiche Keramikfunde und viele Bronzen lassen die Bewohner der Hügelgräberkultur der mittleren Bronzezeit zuteilen. Eine Eigenart der Töpfereien fällt aber auf. Möglicherweise handelt es sich um eine bisher unbekannt gebliebene inneralpine Sonderkultur, die sich vielleicht bis ausgangs der Bronzezeit erhalten konnte. Als Landsiedlung

bildet Crestaulta wohl die reichhaltigste bronzezeitliche Station der Schweiz; eine Überraschung angesichts ihrer Lage.

Das Knochenmaterial ist nicht nach Wohnhorizonten geborgen worden; die Ostseite des Hügels, wo die meisten Knochen lagen, liess infolge stattgefundener Planierungen die Unterscheidung verschiedener Horizonte nicht zu. Das ganze Knochenmaterial ist als einheitliches Fundgut zu bewerten. Die Grabungen erstreckten sich auf eine Fläche von 314 m², was etwa zwei Drittel der engeren Siedlungsfläche von Crestaulta ausmacht.

Eine erste Durchsicht der Knochenreste von Crestaulta fand beim Eingang der vier verschiedenen Sendungen von 1935 bis 1938 statt, da die Grabungsleitung jeweilen die Angabe der Tierarten wünschte. An dieser vorläufigen Prüfung hat auch der leider inzwischen verstorbene Herr Prof. Dr. K. Hescheler mitgewirkt. Die eingehende Untersuchung und die Berichterstattung hat der Unterzeichnete auf Wunsch der Direktion des Zoologischen Museums der Universität Zürich übernommen. Ich danke den Herren Prof. Dr. B. Peyer und Oberassistent Dr. E. Kuhn bestens für ihre freundliche Unterstützung bei der Erledigung dieser Aufgabe, sowie dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung für die Erleichterung der Publikation des Berichtes.

A. TIERLISTE MIT ANGABE DER ZAHL DER INDIVIDUEN

I. Säugetiere.

a) Wildtiere:	Total
1. Murmeltier (*Marmota marmota* L.) . . .	1
2. Wühlmaus (*Arvicola* spec.)	1
3. Bär (*Ursus arctos* L.)	4
4. Marder (*Mustela* spec.)	2
5. Wildkatze (*Felis silvestris* Briss. = *Felis catus* L.) ?	1
6. Wildschwein (*Sus scrofa ferus* L.)	7
7. Edelhirsch (*Cervus elaphus* L.)	1
8. Gemse (*Rupicapra rupicapra* L.)	3
9. Steinbock (*Capra ibex* L.)	4
10. Ur (*Bos primigenius* Boj.) ? (siehe Bemerkungen) .	—
Summe der Wildtiere . . .	24

b) Haustiere:

1.	Hund (*Canis familiaris* L.)	4
2.	Pferd (*Equus caballus* L.)	1
3.	Schwein (*Sus domesticus* aut.)	80
4.	Ziege (*Capra hircus* L.)	ca. 150
5.	Schaf (*Ovis aries* L.)	ca. 450
6.	Rind (*Bos taurus* L.)	175
	Summe der Haustiere . . .	860

II. Vögel.

1.	Eule, etwas kleiner als Uhu	1
2.	Kolkrabe (*Corvus corax* L.)	1
3.	Schneehuhn ? (kleiner Hühnervogel) . .	1

B. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN ZUR TIERLISTE

Die Liste kann nicht auf Vollständigkeit Anspruch machen, da nur etwa die Hälfte der Siedlung freigelegt worden ist. Es ist indessen nicht anzunehmen, dass allfällige weitere Grabungen wesentliche Änderungen im Gefolge hätten.

Die Wildtiere treten neben den Haustieren weit zurück; sie machen nur etwa 3% aller Säugetiere aus, und ihre einzelnen Arten sind immer nur durch ganz wenige Knochen ausgewiesen. Daraus ergibt sich ohne weiteres, dass die Jagd für die Bewohner von Crestaulta eine sehr geringe Bedeutung hatte, ganz im Gegensatz zu den Verhältnissen der neolithischen Siedlungen. Die wichtigsten Jagdtiere waren Wildschwein, Steinbock, Gemse und Bär. Der Edelhirsch, der noch im bronzezeitlichen Pfahlbau Alpenquai Zürich die wichtigste Rolle spielte, ist hier nur mit einem einzigen Individuum vertreten. Die geographische Lage von Crestaulta macht diesen Unterschied verständlich. Dieser Lage und dem der Gegenwart näher gerückten Alter der Siedlung kann wohl auch das Fehlen von Biber und Wisent zugeschrieben werden, die im Pfahlbau Alpenquai Zürich mit seinen 10% Wildtieren noch auftreten. Das Vorkommen des Ur in Crestaulta ist durch zwei grosse Hornzapfen wahrscheinlich gemacht, aber nicht sicher erwiesen (siehe Rind).

Über die Haustierarten soll unten ausführlicher berichtet werden; hier sei im Anschluss an die Tierliste nur kurz ihr Zahlenverhältnis erwähnt.

Das Schaf steht an erster Stelle; seine 450 Individuen machen mehr als die Hälfte aller Haustiere aus. Die 150 Ziegen stehen den 175 Rindern nur wenig nach. Daneben sind die Schweine mit nur 80 Individuen verhältnismässig schwach vertreten. Keine andere prähistorische Siedlung der Schweiz zeigt ähnliche Verhältnisse; es geht dies aus der quantitativen Analyse der Haustierwelt der Pfahlbauten hervor, die E. Kuhn (1938, S. 207) veröffentlicht hat. Im bronzezeitlichen Pfahlbau Alpenquai Zürich, der wegen seines reichen Materials am ehesten zum Vergleich herangezogen werden kann, machen die Schafe und Ziegen zusammen 35%, die Rinder 30%, die Schweine 25% des Haustierbestandes aus (nach der Zahl der Knochen geschätzt). Die Viehhaltung in Crestaulta ist ganz der Gebirgslage der Siedlung angepasst.

Im Jahre 1935 habe ich die Knochenreste aus der kleinen bronzezeitlich-eisenzeitlichen Siedlung Lichtenstein bei Haldenstein (Graubünden) untersucht. Die Wildtiere waren etwas zahlreicher als in Crestaulta, 10% statt 3%, und der Hirsch war das häufigste Jagdtier. Von den Haustieren zählten Rind, Schwein und Schaf je ca. 22 Individuen. Dazu kamen etwa 10 Ziegen, 2 Pferde und 2 mittelgrosse Hunde.

Das spärliche Material der bronzezeitlichen Siedlung Sumpf (Zug) (L. Reverdin, 1927, S. 64) zeigt ungefähr die gleiche Zusammensetzung wie Alpenquai Zürich.

In der kleinen Wallsiedlung Borscht (Liechtenstein) fehlen die Wildtiere ganz und unter den Haustieren überwiegt das Schwein entschieden (E. Kuhn, 1937, S. 34).

C. DIE HAUSTIERE VON CRESTAULTA

1. Der Hund.

Die Überreste des Hundes sind ausserordentlich spärlich. Die Grabungen 1935, 1936, 1938 lieferten nur je ein einziges Stück, nämlich einen defekten oberen Eckzahn, ein Fersenbein von 35 mm Länge und ein distales Fragment eines Schienbeines. Die Ausbeute von 1937 bestand aus dem Vorderende eines Unterkiefers ohne

Zähne und aus Fragmenten von Gliedmassen, darunter sind zwei distale Enden des Oberarmbeins mit 27 mm grösster Breite und drei vollständige Mittelhandknochen von 52, 61 und 51 mm Länge. Diese Masse entsprechen denen der grösseren Torfhunde von Egolzwil 2 [1], und auch die übrigen Reste sind dem Torfhund zuzuweisen. Einzig das Schienbeinfragment stammt von einem entschieden grösseren Hunde; es hat die Grösse, wie sie bei einem Hunde vom Inostranzewi-Typus des bronzezeitlichen Pfahlbaus Alpenquai Zürich vorhanden ist.

Somit ist als Ergebnis der Untersuchung der Hundereste festzuhalten: Nur wenige Hunde, alle von Torfhundgrösse; nur einer ist grösser und kann dem Inostranzewi-Typus angehören.

Zum Vergleiche seien die Befunde aus einigen anderen Bronzestationen angegeben:

Mörigen: Basallängen von 157—180 mm (Studer, 1883, S. 39 u. 41); also grösste Torfhunde bis Bronzehunde (*Canis matris optimae* Jeitt.) oder auch Inostranzewi-Typus.

Alpenquai Zürich: Viele Hunde, *Canis familiaris inostranzewi* Anutschin, zur Gruppe der Eskimohunde. Auf den Torfhund weisen keine Spuren [2] (E. Wettstein, 1924, S. 125).

Sumpf (Zug): 1 Torfhund, 4 grosse Hunde, sehr wahrscheinlich vom Typus Inostranzewi (L. Reverdin, 1927, S. 65).

2. Das Pferd.

Ein einziger Knochen aus der Grabung 1938 zeugt davon, dass auch in Crestaulta wie in allen bronzezeitlichen Siedlungen das Pferd vorhanden war. Dieser Beweis besteht im distalen Ende eines linken Mittelhandknochens von 42 mm Breite. Das Mass entspricht den beiden kleinsten, die E. Wettstein (1924, S. 97) bei den Pferden vom Alpenquai Zürich gefunden hat. J. Marek (1898, S. 39) gibt die gleiche Grösse für Pferde von La Tène an und schätzt die Widerristhöhe dieser Pferde, die er als helvetischgallische bezeichnet, auf ca. 138 cm.

---

[1] Eine Arbeit über die Haustiere von Egolzwil 2 wird in der Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich erscheinen.

[2] Die von mir aus den kleinsten Unterkiefern berechneten Basallängen schliessen immerhin dicht an die grösseren Basallängen der Torfhunde von Egolzwil 2 an (vergl. K. Hescheler und J. Rüeger, 1940).

3. Das Schwein.

Wie bereits oben bemerkt wurde, machen die ca. 80 Schweine etwa ein Zehntel aller Haustiere aus. Sie haben keine Schädel hinterlassen; von den Kiefern sind nur wenige vollständig, noch seltener sind vollständig erhaltene Gliedmassenknochen. Unter diesen Umständen darf nicht erwartet werden, dass die Untersuchung einen Beitrag zur Lösung der Rassenfrage liefern konnte. Die Frage nach der Rasse der in prähistorischen Siedlungen gefundenen Schweine hat übrigens viel von ihrer früheren Bedeutung eingebüsst, seit Funde mit reichem Material so viele Übergangsformen zwischen der Torfschwein-Rasse, der Hausschwein-Rasse (gezähmtes Wildschwein) und dem Wildschwein lieferten, dass die früher aufgestellten Trennungsmerkmale hinfällig geworden sind. Viele Autoren nehmen an, dass das zahme Schwein der Pfahlbauten und damit auch der nächstfolgenden Zeiten einheitlich vom europäischen Wildschwein abstamme, wobei allerdings diesem selbst verschiedene Lokalformen zuerkannt wurden (A. Pira, 1909; G. G. Reitsma, 1935). Die Untersuchung der zahlreichen Reste vom zahmen Schwein aus den neolithischen Pfahlbauten Egolzwil 2 und Seematte-Gelfingen (K. Hescheler und J. Rüeger, noch nicht veröffentlicht) führte zu dem Schlusse: Zur Unterscheidung einer besonderen Gruppe „Hausschwein" (neben dem Torfschwein) gab unser Material keine Veranlassung. Es kann hier schon gesagt werden, dass das Material von Crestaulta zum gleichen Schlusse führte; es liessen sich wohl erhebliche Grössenunterschiede, aber keine wesentlichen, nicht durch die Grösse oder das Geschlecht bedingten Formunterschiede feststellen.

Die Individuenzahl der Hausschweine wurde mit Hilfe der Unterkieferreste bestimmt, die von allen Skeletteilen am zahlreichsten sind. Bei etwa einem Drittel der Unterkiefer war der Zahnwechsel noch nicht beendet. Die erwachsenen Unterkiefer gehörten in ihrer grossen Mehrzahl weiblichen Tieren an.

Um eine Vorstellung davon zu geben, wie sich die Schweine von Crestaulta mit Einschluss der Wildschweine auf die Grössenstufen verteilen, lasse ich hier die Masse einiger häufiger Skeletteile folgen und füge zum Vergleich auch die Frequenzzahlen von zwei anderen Siedlungen an. Durch eine kleine Lücke ist jeweilen angedeutet, wo nach den der Literatur entnommenen Ansichten die Grenze

zwischen zahmem und wildem Schwein liegen dürfte. Da die Geschlechter hier nicht auseinander gehalten werden können, werden die Weibchen einer grossen Form oft mit dem Männchen einer kleineren Form in einer Zahl vereinigt sein; dies bewirkt auch eine Verwischung der Grössengrenze zwischen Hausschwein und Wildschwein; sie mag in Crestaulta ohnehin etwas tiefer liegen als in den Pfahlbauten.

a. *Länge des letzten Backenzahns des Unterkiefers.*

mm	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50
Crestaulta		2	2	7	9	3	?					
Alpenquai Zürich .	1	1	1	3	5		(keine weiteren Angaben)					
Egolzwil 2	1	2	7	6	12	7	5	5	10	8	9	6

b. *Halsbreite des Schulterblattes.*

mm	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42
Crestaulta . . .			10	16	14	3							
Alpenquai Zürich[1]	1	6	10	4	2	2		1		1			
Egolzwil 2 . . .		2	5	4	1	2	6	7	3		2		1

c. *Grösste distale Breite des Oberarmknochens.*

mm	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56
Crestaulta		9	8	3	4	1						
Alpenquai Zürich .	(39 Stück mit 35-42)					3			1	1		
Egolzwil 2 (links) .	2	5	5	2		1	2	10	9	1	2	9

Die vorstehenden Zusammenstellungen zeigen, dass die zahmen Schweine von Crestaulta eine geringere Grössenvariation aufweisen als diejenigen von Egolzwil 2 und vom Alpenquai Zürich und dass sie im ganzen eher grösser waren als diese. Die wenigen vollständigen Gliedmassenknochen bestätigen das Urteil über die Grösse; auf alle Fälle spielt in Crestaulta eine „kleinere Rasse", die nach F. Otto (1901) durch die Bronzeleute eingeführt worden sein soll, durchaus keine Rolle. Der stattliche Wuchs und die geringe Variationsbreite deuten darauf hin, dass die Schweinezucht in dem

---

[1] Nach Einzelangaben E. Wettstein, 1924, S. 91. Hiezu ist noch bemerkt: von 85 Exemplaren gehören 75 zum Torfschwein (20—25 mm); 6 andere haben nur 16—19 mm, könnten also zu der von Otto (1901) aufgestellten kleineren Rasse gehören; 4 mit 26—28 mm stammen von grossen Ebern oder vom „Hausschwein" und 2 mit 32 und 35 mm sind sicher vom Wildschwein.

hochgelegenen Crestaulta in Blüte stand; die im Vergleich zum Schaf bescheidene Individuenzahl hätte dies nicht vermuten lassen.

Es ist anzunehmen, dass wie anderwärts so auch in Crestaulta häufig zufällige Kreuzungen von Wildschweinen und zahmen Schweinen stattfanden; bestimmte Anzeichen hiefür wurden nicht gefunden. Im Berner Oberland kamen nach dem Zeugnis von J. R. Steinmüller noch im Anfang des 18. Jahrhunderts viele solche wilden Kreuzungen vor. J. U. Duerst berichtet von dem Einbruch eines wilden Keilers in das Muttersauengehege in Witzwil (Kanton Bern) im Jahre 1922; ca. 100 Ferkel mussten hernach als Mischlinge bezeichnet werden.

Zur Wertung der Grössenverhältnisse der Schweine von Crestaulta sei noch folgendes erwähnt: In den Jahren 1932 und 1933 wurden aus dem Schutt der seit ca. 1400 in Trümmern liegenden Burg Belmont, bei Fidaz, Tierknochen ausgegraben. Ich habe diese Reste seinerzeit untersucht. Die Schweine (auch die Rinder) waren entschieden kleiner als diejenigen von Crestaulta; so wies z. B. der hinterste Backenzahn des Unterkiefers des Schweines nur folgende Längen auf:

mm	22	24	26	28	30	32	34
Anzahl:	1	1	2	5	3	2	1

Man vergleiche oben die Zahlen von Crestaulta.

Wenn man die Schweine von Fidaz als Nachkommen der Schweine von Crestaulta betrachten wollte, so könnte man den Rückgang in der Grösse etwa dadurch erklären, dass die Haltung der Schweine im Mittelalter nicht besser gewesen sei als in der Bronzezeit und dass gleichzeitig die Kreuzung mit dem Wildschwein immer seltener geworden sei. Indessen ist es ja sehr fraglich, ob zwischen dem Schwein von Crestaulta und dem mittelalterlichen Schwein von Fidaz irgendwelche Beziehungen bestehen.

Bei dem Fehlen von Schädeln muss auch darauf verzichtet werden, über die Verwandtschaft des Schweines von Crestaulta und des Torfschweines der neolithischen Pfahlbauten mehr zu sagen, als dass sie nicht ausgeschlossen sei.

4. Die Ziege und das Schaf.

In der Tierliste und den ihr beigefügten Bemerkungen ist die überwiegende Rolle hervorgehoben, welche das Schaf unter den

Haustieren von Crestaulta spielt; seine ca. 450 Individuen machen mehr als die Hälfte aller Haustiere aus. Die Ziege mit ca. 150 Individuen tritt daneben stark zurück. Das Zahlenverhältnis von etwa 3 : 1 wurde auch im bronzezeitlichen Pfahlbau Alpenquai Zürich festgestellt (E. Wettstein, 1924, S. 124).

Weder von der Ziege noch vom Schaf sind Schädel gefunden worden, dagegen sind Hornzapfen zahlreich vorhanden und zwar überwiegen diejenigen der Ziege. Dies steht im Widerspruch mit der kleineren Individuenzahl der Ziege; die Erklärung ergibt sich aus dem Vorkommen von hornlosen Schafen.

Von den sehr zahlreichen Hornzapfen der Ziege haben alle mit ganz wenig Ausnahmen die von der Torfziege des Neolithikums her bekannte Form; sie sind „säbelförmig", mit ovalem Querschnitt an der Basis, ohne deutliche Kante und ohne jede Drehung. Die Längsdurchmesser an der Basis schwanken zwischen 25 und 38 mm; die Querdurchmesser betragen etwa zwei Drittel dieser Zahlen. Zu den Ausnahmen gehört ein Zapfenbruchstück mit Durchmessern von 61 und 31 mm; es ist dünnwandig, ohne jede Kante, ohne Drehung; es dürfte von einem grossen Bock der säbelhörnigen Ziege oder von einem Kreuzungsprodukt von Ziege und Steinbock stammen. Die übrigen Ausnahmen, 7 Zapfen, zeigen alle eine entschiedene Kantenbildung am Vorderrand und eine Einwärtsdrehung dieser Kante. Diese Drehung ist am deutlichsten an einem linken Zapfen mit Durchmessern von 34 und 24 mm, der 106 mm über der Basis abgebrochen ist. Die sechs übrigen Hornzapfen sind alle grösser, aber jünger als der eben beschriebene und zeigen Kante und Drehung etwas weniger ausgeprägt; einer hat Durchmesser von 52 und 35 mm; bei zwei andern können 45 und 30 bezw. 45 und 25 mm Durchmesser festgestellt werden.

Die sieben Zapfen mit deutlicher Kante und Drehung zeigen, dass in Crestaulta neben der Torfziege auch schraubenhörnige Ziegen vorkamen. Die Hornzapfen einer rezenten männlichen schraubenhörnigen Ziege, der „Strahlenziege" von Luzein (Graubünden), entsprechen in Form und Dimension dem Fragment mit 52 mm Längsdurchmesser der Basis.

Im bronzezeitlichen Pfahlbau Alpenquai Zürich fand E. Wettstein (1924) bei den Hornzapfen der Ziege zwar eine erhebliche Variation in der Grösse, aber weitgehende Übereinstimmung der

Form, sodass er das Vorhandensein nur einer Rasse, der Torfziege, annahm. Die Mittelhand- und Mittelfussknochen der Ziegen von Crestaulta sind etwas kürzer als diejenigen vom Alpenquai Zürich aber durchwegs entschieden breiter. Ein einzelner Mittelfussknochen von 141 mm Länge (gegenüber 113—118 mm bei den drei übrigen vollständigen) gehörte wohl zu einem Tier mit den grössten Hornzapfen.

Die Plumpheit im Vergleich zum Alpenquai Zürich zeigt sich auch bei den Metapodien der Schafe (siehe unten). Ist die hohe Lage des Fundortes zur Erklärung dieser Erscheinung herbeizuziehen ?

Die Hornzapfen des S c h a f e s stimmen insofern überein, als sie, wie die Stücke mit anhaftendem Stirnbein zeigen, stark schräg nach aussen und rückwärts gerichtet sind. Aber im übrigen lassen sich drei Formen unterscheiden:

1) kleine Zapfen mit rundlichem Querschnitt, Umfang an der Basis 80—120 mm;

2) grosse Zapfen mit deutlich ausgeprägter Vorderfläche, Querschnitt stumpf-dreieckig bis fast trapezförmig; Innenfläche flach; Umfang an der Basis 140—200 mm; zwei Exemplare mit Knick der Krümmung und Druckflächen. Einige Zapfen lassen ausser der Windung auch eine Drehung erkennen.

3) Zwischenformen von mittlerer Grösse; Querschnitt hinten gerundet, schmales Oval, an Spitze vorn zugeschärft; Innenfläche oft flache Vertiefungen. Weniger zahlreich als die beiden ersten Formen.

Die erste Form stimmt in Richtung und Grösse ungefähr mit dem Hornzapfen des Torfschafes aus den neolithischen Pfahlbauten Egolzwil 2 und Gelfingen überein; dagegen ist der Querschnitt rundlich, während der des Torfschafes im allgemeinen fast linsenförmig ist [1].

Die zweite Form ist diejenige, die J. U. Duerst zur Aufstellung einer grösseren Schafrasse, dem Kupferschaf, Anlass gab. Die

[1] G. Glur (1894, Taf. II) bildet einen Torfschafschädel von Font ab, dessen Hornzapfen einen rund-eiförmigen Querschnitt besitzen. Diese Form bildet einen Übergang zu der von Crestaulta.

Zapfenform wurde schon in den ältesten Siedlungen neben dem Torfschaf gefunden und wird daher von einigen Autoren als dem männlichen Torfschaf zugehörig betrachtet. Näheres hierüber in der nächstens erscheinenden Arbeit über die Reste der Haustiere von Egolzwil 2 und Seematte-Gelfingen. Vergl. auch G. Eugster (1921): Das Bündner Oberländer Schaf.

Die als Zwischenform bezeichnete dritte Zapfenform weist häufig deutliche Spuren von Wachstumshemmungen auf: einzelne scheinen künstlich verursacht worden zu sein, was übrigens auch an ähnlichen Hornzapfen aus neolithischen Siedlungen beobachtet worden ist. Einige Autoren wollen solche Formen als Übergangsformen zur Hornlosigkeit oder als Folgen der Kastration erklären (vergl. auch G. Eugster, 1921; R. Vogel, 1933).

Im Anschluss an die kurze Besprechung der in Crestaulta gefundenen Hornzapfen des Schafes muss noch betont werden, dass zweifellos in dieser Station wie in jeder andern bronzezeitlichen das hornlose Schaf vorhanden war. Zwar wurden keine hornlosen Schädelreste gefunden; aber da die Zahl der Schädelreste überhaupt nur sehr gering ist, lässt sich daraus kein Schluss ziehen. Dagegen kann das starke Vorherrschen der Hornzapfen der Ziege, die doch nur den dritten Teil der Individuen des Schafes zählt, nur mit der Annahme erklärt werden, dass in Crestaulta das hornlose „Bronzeschaf“ eine grosse Rolle spielte.

Gegenüber der früher herrschenden Ansicht, dass das hornlose Schaf erst in der Bronzezeit aufgetreten sei, muss hier die von L. Rütimeyer (1861, S. 129) gemachte Beobachtung erwähnt werden: „Hornlose Schafschädel waren in den Pfahlbauten selten“. Aus dem Zusammenhang ergibt sich, dass sich diese Bemerkung auf die neolithischen Pfahlbauten bezieht. Die in ihr liegende positive Aussage, dass hornlose Schafschädel immerhin schon im Neolithikum vorkamen, hat in jüngster Zeit ihre Bestätigung gefunden. In der frühneolithischen Siedlung Seematte-Gelfingen am Baldeggersee wurde neben einigen Schädeln des gewöhnlichen Torfschafes ein hornloser Schafschädel entdeckt. Auch J. U. Duerst führt ein hornloses Schaf aus dem Neolithikum von Abbeville an.

Es hält schwer, auf Grund der Hornzapfen etwas Bestimmtes über die „Rassen“ der Schafe von Crestaulta auszusagen, wenn man wie der Berichterstatter mit anderen Autoren der Ansicht zuneigt, dass das grosshörnige „Kupferschaf“ und das hornlose „Bronze-

schaf" nicht ohne weiteres als besondere Rassen betrachtet werden können. Die im Neolithikum nebeneinander vorkommenden kleinen und grossen Hornzapfen können sehr wohl den beiden Geschlechtern einer und derselben Rasse angehören. L. Rütimeyer (1861, S. 195) betrachtete die Schafe des Nalpsertales, bei Disentis, als sehr nahe verwandt mit dem Torfschaf. Über die Hörner dieser Schafe bemerkt er, dass sie „selten nach vorwärts gewunden, häufiger aber aufstehend, und ähnlich wie bei Ziegen in schwachem Bogen nach hinten gerichtet" seien. Diese Bemerkung steht nicht im Widerspruch mit der Angabe von G. Eugster (1921, S. 83), dass die Widder der Nalpser Schafe schwere Hörner besassen, ganz ähnlich wie wir dies für die Widder von Crestaulta nach der Untersuchung der Funde annehmen können. Da sich anderseits auch die Hornzapfenform der Mutterschafe von Nalps in Crestaulta findet, so hindert uns nichts, die bronzezeitlichen Schafe von Crestaulta als nahe Verwandte des neolithischen Torfschafes zu betrachten, wie dies Rütimeyer mit den rezenten Nalpser Schafen getan hat. Die hornlosen Schafe, die wir neben den Gehörnten in Crestaulta voraussetzen, müssen nicht notwendig einer andern Rasse angehören; die Hornlosigkeit kann in jeder Rasse vorkommen und durch Zucht zu grosser Verbreitung gebracht werden [1].

---

[1] G. Eugster (1921, S. 38) erwähnt, dass in der Gemeinde Vrin im Zeitraum eines Dezenniums die ganze Herde von ungefähr 500 Tieren hornlos geworden war, nachdem die Gemeinde beschlossen hatte, dass nur noch hornlose Widder geduldet würden.

Als Nachtrag zur Rassenfrage sei noch folgendes erwähnt: In neuerer Zeit hat sich L. Adametz (Wien) mit dem Bündner Oberländer Schaf beschäftigt. Auch er hält es für einen Abkömmling des Torfschafes. Die „Ziegenhörnigkeit" sei weder für das Torfschaf noch für das heutige Bündner Oberländer Schaf als eine Rasseneigentümlichkeit zu betrachten. Das Horn des Bockes sei normaler Weise eine ziemlich weit ausgezogene Spirale gewesen. Im Jahre 1934 hat Adametz durch Nationalrat Foppa in Vigens Gelegenheit erhalten, eine von einem Händler zusammengekaufte Herde von Schafen aus dem Medels zu sehen. Er habe darunter junge Böcke gefunden, deren Hörner bereits die Form andeuteten, welche an dem im Plantahof aufbewahrten Kopf eines Nalpser Widders in voller Ausbildung zu sehen ist. (Der betreffende Kopf ist auch in der Arbeit von G. Eugster abgebildet.) Neben dieser Hornform des Bockes nennt Adametz als zweites Merkmal des Bündner Oberländer Schafes den bis auf das Sprunggelenk reichenden langen Schwanz. Beide Merkmale und auch sonstige Übereinstimmung fand Adametz bei dem um Salzburg vorkommenden „Steinschaf", das früher eine sehr grosse Verbreitung gehabt habe. Wie dieses, so gehöre auch das heutige Bündner Oberländer Schaf und also auch das Torfschaf zu der Gruppe der Zackelschafe, die vom vorderasiatischen Wildschaf *Ovis vignei* Blyth. abstammen soll. Mein Befund an den Hornzapfen lässt die Möglichkeit offen, dass auch die Schafe von Crestaulta zur Gruppe der Zackelschafe gehörten.

Für die Beurteilung der Körpergrösse der Schafe von Crestaulta im Vergleich zu denen vom Alpenquai Zürich und vom rezenten Schaf von Disentis eignen sich am besten die in voller Länge erhaltenen Gliedmassenknocken. Leider ist ihre Zahl nur gering; nur von der Speiche, vom Mittelhand- und Mittelfussknochen sind je mehrere Exemplare vorhanden.

Längen von 5 Speichen: 138, 142, 150, 152, 160 mm (Alpenquai 137—173; rezentes Schaf von Disentis 167 mm).
Längen von 7 Mittelhandknochen: 115, 119, 126, 129, 130, 136, 143 mm (Alpenquai 116—141, Disentis 138 mm).

Bei ungefähr gleichen Längendimensionen weisen diese Knochen in Crestaulta grössere Breiten der Mittelstücke und der distalen Gelenke auf als im Alpenquai Zürich. Die gleiche Erscheinung wurde auch bei der Ziege festgestellt.

5. Das Rind.

In den Bemerkungen zur Tierliste ist bereits erwähnt, dass das Hausrind mit 175 Individuen etwa ein Fünftel aller Haustiere ausmacht und hinter dem Schaf weit zurücksteht.

Vollständige Schädel oder auch nur grössere Fragmente des Schädels sind nicht vorhanden, wohl aber viele Hornzapfen. Sie sind von sehr verschiedener Grösse; der Umfang an der Basis schwankt zwischen 113—225 mm. Die kleinen Zapfen von 113 bis 135 mm Umfang sind selten, ebenso diejenigen mit 190—225 mm. Von den letzteren können zwei mit 216 und 225 mm Basisumfang wegen ihrer Grösse dem Ur zugeschrieben werden, dessen Vorkommen in Crestaulta auch einige Trümmer von grossen Gliedmassen wahrscheinlich machen. Ein einziger Zapfen von 168 mm Basisumfang ist mit 177 mm ganzer Länge erhalten; die meisten sind nahe der Basis abgebrochen. Was erhalten ist, zeigt mit ganz wenig Ausnahmen die Richtung und Krümmung, wie sie für die heutige Braunviehrasse charakteristisch sind.

Im ganzen erhält man von den Hornzapfen den Eindruck, dass neben ganz wenig recht kleinen Rindern viele mittlere und grosse vorkommen. Den gleichen Eindruck machen auch die Unterkiefer. Es ist zwar kein einziger vollständig erhalten; aber an 12 Stücken liessen sich Zahnreihen von 126 bis 142 mm feststellen

(Alpenquai Zürich, 121 bis 143; Egolzwil 2, 126 bis 177, wobei aber die Zahnreihen über 150 mm dem Ur zuzuschreiben sind).

Es mag hier auch bemerkt werden, dass die Unterkiefer zum grossen Teil von jungen Rindern stammen; so weisen von 77 linksseitigen Fragmenten aus der Grabung 1937 mindestens 23 Unterkiefer auf ein Alter von weniger als einem halben Jahr hin, 15 auf 1—2 Jahre, 29 auf 2½ und mehr Jahre. Ganz alt mit stark abgekautem M_3 war nur ein Fragment.

Ein Urteil über die Grösse der Hausrinder lässt sich auch aus den Längen der vollständigen Gliedmassenknochen gewinnen; es sind dies:

		a	*b*
2 Speichen	220, 250 mm	(242)	(295)
11 Mittelhandknochen . . .	161—202 mm	(178)	(214)
11 Mittelfussknochen . . .	188—232 mm	(206)	(235)

Zum Vergleiche sind unter *a* die Masse der Dachauer Mooskuh (nach J. U. DUERST, 1904) und unter *b* die Masse eines Rinderskelettes, angeblich der Braunviehrasse (B. t. 3 der Sammlung des Zoologischen Museums der Universität Zürich) von 470 mm Basallänge des Schädels beigefügt [1].

Es kann auf Grund der paar Angaben gesagt werden, dass die Rinder von Crestaulta im allgemeinen grösser waren als die Dachauer Mooskuh, aber kleiner als ein grosses Rind der modernen Braunviehrasse. Die Widderristhöhe der Dachauer Mooskuh beträgt 1150 mm, diejenige von 389 Rassenkühen des schweizerischen Braunviehschlages nach A. SCIUCHETTI (1933) 1220—1450 mm. Die grösseren Tiere von Crestaulta erreichten zum mindesten die untere Grenze der Variationsbreite des Braunviehs.

Ein Vergleich mit den bronzezeitlichen Rindern vom Alpenquai Zürich, für welche E. WETTSTEIN (1924) Widerristhöhen von 1100—1300 mm errechnete, zeigt, dass die Variationsbreite der dort sehr zahlreichen Metapodien derjenigen von Crestaulta entspricht: Länge der Mittelhandknochen 163—198, Länge der Mittelfussknochen 178—231 mm.

P. REVILLIOD (1926) erwähnt bei der Besprechung der La Tène-Funde in Genf, dass die dort gefundenen Rinder der Rasse entsprechen, die für die Bronzezeit der Westschweiz charakteristisch

[1] Die Zahnreihenlänge des Unterkiefers ist bei den Vergleichstieren 124 bezw. 137 mm; diese Masse sind entschieden kleiner als sie bei prähistorischen Rindern von entsprechender Körpergrösse zu finden wären.

sei und für welche DUERST eine Risthöhe von 1080 mm angenommen habe. Die Rinder von Crestaulta waren demnach entschieden grösser als die westschweizerischen Bronzerinder.

Die in einer andern Arbeit von P. REVILLIOD (1926 *a*, S. 66) enthaltenen zahlreichen Massangaben für die La Tène-Rinder von Genf ermöglichen den direkten Vergleich mit Crestaulta; dabei zeigt sich deutlich, dass in der Bronzesiedlung Crestaulta grössere Rinder gehalten wurden als in Genf zur La Tène-Zeit [1].

Was die Rassenfrage anbelangt, so kann nur gesagt werden, dass die Reste der Rinder von Crestaulta keine Trennung in verschiedene Rassen zulassen. Der ganze Bestand scheint aus Nachkommen des Ur zu bestehen, die sich nur in der Grösse unterscheiden. Auch der Grössenunterschied kann nicht stark ins Gewicht fallen; die Längenunterschiede der Metapodien sind nicht grösser als bei den von A. SCIUCHETTI (1933) untersuchten 389 reinrassigen Braunviehkühen.

Zum Schlusse mag noch erwähnt werden, dass die Rinder aus der Burgruine Fidaz (siehe Abschnitt Schwein) wesentlich kleiner sind als die von Crestaulta; das gleiche ist auch von den Rindern der mittelalterlichen Ruine Neutoggenburg (St. Gallen) zu sagen.

D. ZUSAMMENFASSUNG

Die bronzezeitliche Landsiedlung Crestaulta ist die grösste bisher in der Schweiz entdeckte Station dieser Art.

Die Wildtiere machen nur etwa 3% von allen Säugetierindividuen aus; Wildschwein, Bär, Steinbock und Gemse sind die wichtigsten Jagdtiere. Zu den fünf Haustieren der neolithischen Siedlungen tritt das kleine Pferd vom helvetisch-gallischen Typus neu hinzu.

---

[1] P. REVILLIOD hat festgestellt, dass die Rinder, welche in den westschweizerischen Siedlungen der La Tène-Zeit mit Einschluss von Basel gefunden wurden, eine recht einheitliche, kleine Torfrind-Rasse bilden. Er fragt sich, ob die Entstehung dieser Rasse auf gleiche Weise zu erklären sei, wie dies von verschiedenen Autoren für die Abnahme der Körpergrösse der Rinder in den westschweizerischen Bronzestationen geschehen ist, nämlich durch allmäligen Verfall der Viehzucht infolge vermehrter Pflege des Ackerbaues. REVILLIOD neigt zu der Ansicht, dass auf diese Weise keine einheitliche, nur geringe Variation aufweisende Rasse entstehen könne und dass das Auftreten einer solchen zur La Tène-Zeit mit der Einwanderung einer neuen Bevölkerung in Verbindung zu bringen sei (1926, S. 114 und 117).

Dabei ist wohl angenommen, dass die neuen Siedler in ihren früheren Wohnsitzen eine ihren besonderen Bedürfnissen entsprechende Rinderrasse herangezüchtet, sie dann auf ihrer Wanderung mitgeführt und nach ihrer Niederlassung längere Zeit unvermischt erhalten haben.

Im Gegensatz zu anderen prähistorischen Siedlungen der Schweiz ist das Schaf das häufigste Haustier, mehr als doppelt so zahlreich wie das Rind, das seinerseits doppelt so häufig ist wie das Schwein.

Unter den vier Hunden nähert sich einer dem Inostranzewi-Typus; die übrigen haben die Grösse vom Torfhund. Die Schweine gehören alle einer stattlichen Rasse an, und es liegen keine Anzeichen einer kleineren Rasse vor, die in westschweizerischen Bronze-Stationen neben dem Torfschwein des Neolithikums auftritt. Die Ziegen gehören in ihrer Mehrzahl der säbelhörnigen Torfziege an; doch treten auch einzelne Hornzapfen auf, die den gedrehten Hornzapfen einer männlichen rezenten „Strahlenziege" entsprechen. Die grosse Mehrzahl der Schafe muss hornlos gewesen sein; unter den verhältnismässig wenig zahlreichen Hornzapfen finden sich die typischen Formen des Torfschafes mit rundlichem bis linsenförmigem Querschnitt, aber auch die grösseren Zapfen mit deutlich ausgeprägter Vorderfläche, die von Widdern stammen können und nicht einer besonderen Rasse angehören müssen. Die Reste der Hausrinder geben keine Anhaltspunkte zur Unterscheidung verschiedener Rassen. Die Grösse der Rinder von Crestaulta entspricht der im bronzezeitlichen Pfahlbau Alpenquai Zürich und im neolithischen Pfahlbau Egolzwil 2 gefundenen. Ein Rückschritt in der Rinderzucht kann nicht festgestellt werden; ein Vergleich mit westschweizerischen Stationen der Bronze- und La Tène-Zeit sowie mit mittelalterlichen Fundorten der Ostschweiz spricht sehr zu Gunsten von Crestaulta.

LITERATURVERZEICHNIS.

1937. Adametz, L. *Über die Rassenzugehörigkeit des „ziegenhörnigen" Torfschafes der neolithischen Schweizer Pfahlbauten und seiner Abkömmlinge.* Zeitschr. f. Züchtung, Reihe B, Bd. XXXVIII, Heft 2.

1904. Duerst, J. U. *Über ein neues prähistorisches Schaf (Ovis aries Studeri) und dessen Herkunft.* Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 48.

1923. —— *Kulturgeschichtliche Studien zur schweizerischen Rindviehzucht.* Schweiz. Landw. Monatshefte. Bern-Bümplitz.

1921. EUGSTER, G. *Beiträge zur Monographie des Bündner Oberländerschafes.* Bern. Inaug.-Diss.

1894. GLUR, G. *Beiträge zur Fauna der schweizerischen Pfahlbauten.* Diss. Bern und Mitt. d. naturf. Ges. Bern 1894.

1940. HESCHELER, K. und RÜEGER, J. *Die Wirbeltierreste aus den Pfahlbauten des Baldeggersees nach den Grabungen von 1938 und 1939.* Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXXV.

1937. KUHN, E. *Die Fauna der Wallsiedlung im Borscht (Endneolithikum—La Tène).* Jahrb. Ver. Fürstentum Liechtenstein.

1938. —— *Zur quantitativen Analyse der Haustierwelt der Pfahlbauten in der Schweiz.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXXIII.

1898. MAREK, J. *Das helvetisch-gallische Pferd und seine Beziehung zu den prähistorischen und zu den rezenten Pferden.* Abhandl. Schweiz. Palaeont. Ges., Bd. 25.

1901. OTTO, F. *Osteologische Studien zur Geschichte des Torfschweins (Sus scrofa palustris Rütimeyer) innerhalb des Genus Sus.* Rev. Suisse de Zool., T. 9.

1909. PIRA, A. *Studien zur Geschichte der Schweinerassen, insbesondere derjenigen Schwedens.* Zool. Jahrb., Bd. 10, Supplement.

1935. REITSMA, G. G. *Zoologisch onderzoek der nederlandsche Terpen. Tweede gedeelte: Het Varken.* Publicatie van de stichting „Fonds Landbouw Export Bureau 1916-1918", Wageningen No. 14.

1927. REVERDIN, L. *Etude faunistique de la station du Sumpf, Zoug, âge du Bronze.* Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. 1927.

1926. REVILLIOD, P. *Habitation gauloise de l'Oppidum de Genève. Les animaux domestiques.* Genava 1926, IV.

1926 *a*. —— *Les animaux domestiques de La station de la Tène à Genève.* Archives des Sciences phys. et nat., 43, 1926.

1861. RÜTIMEYER, L. *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz.* Neue Denkschr. d. Allg. Schweiz. Ges. d. gesamt. Naturw., Bd. XIX. Zürich 1862.

1933. SCIUCHETTI, A. *Der derzeitige weibliche Zuchttypus des schweizerischen Braunviehes, dargestellt mittels der Körpermasse und der Lebendgewichte von ausgesprochenen Rassetieren.* Diss. E.T.H.

1883. STUDER, Th. *Die Thierwelt in den Pfahlbauten des Bielersee's.* Mitt. naturf. Ges. Bern 1882.

1933. VOGEL, R. *Tierreste aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen Schwabens.* Teil I: *Die Tierreste aus den Pfahlbauten des Bodensees.* Zoologica, Heft 82, Stuttgart.

1924. WETTSTEIN, E. *Die Tierreste aus dem Pfahlbau am Alpenquai in Zürich.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXIX.

Tome 49, nº 19. — Septembre 1942.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern
Direktor: Prof. Dr. H. Bluntschli.

Vergleichende Beurteilung der Placentation bei den Insektivoren

von

Fritz STRAUSS

Bern.

Mit 11 Textfiguren und 2 Tabellen.

Auf dem Gebiet der vergleichenden Placentationslehre sind in neuer Zeit viele und wertvolle Arbeiten publiziert worden. Mossman (1937) hat darum in einer monographischen Darstellung versucht, alle bekannten und oft weit zerstreuten Befunde über die Fruchthüllen und die Placenten der Eutherien übersichtlich zu ordnen. Zur Klassifikation der einzelnen Säugetiere auf der Basis des Fruchthüllenvergleiches bediente sich Mossman folgender vier Hauptmerkmale, die er für ordnungsspezifisch hält: 1) der Orientierung der Keimscheibe im Uterus; 2) des Verhaltens und der Grösse des Dottersackes; 3) als sehr wichtiges Charakteristikum der Ausbildung sowie Ausdehnung der entodermalen Allantois, und 4) der feineren Morphologie der definitiven Placenta. Auf dieser Grundlage glaubte er bis dahin unbekannte phylogenetische Zusammenhänge zwischen einzelnen Säugerordnungen und Beziehungen unter weit verwandten Familien nachweisen zu können. So konnte er z. B. für die Nagetiere in klarer Beweisführung eine deutliche evolutive Reihe aufzeichnen.

Die damals bekannten Befunde über die Insektivoren gestatteten Mossman aber nicht, Licht in das Dunkel der phylogenetischen Zusammenhänge dieser Gruppe zu bringen. Das Eihaut- und Placentationsverhalten der Kerfejäger muss aber darum

besonders interessieren, weil seit HUXLEY (1880) allgemein angenommen wird, dass die Insektenfresser einen zentralen und primitiven Platz unter den Eutheria einnehmen; so dürften sie die nächsten Beziehungen zur Wurzel des Säugetierstammes haben. Aus diesem Bedürfnis heraus haben in den letzten Jahren GOETZ (1936, 1937 *a* u. *b*) für *Centetes* und *Hemicentetes*, HILL (1939) für *Potamogale*, MOSSMAN (1939) für *Scalopus*, SANSOM (1937 u. 1939) für *Crocidura*, STRAUSS für *Ericulus* und WISLOCKI (1940) für *Solenodon* die Ergebnisse ihrer Untersuchungen an den Fruchthüllen und Placenten der genannten Insektivorenarten mitgeteilt. Auf Grund der neuen Tatsachen lassen sich nun bei den Insektivoren hinsichtlich des Eihautverhaltens mehrere Gruppen unterscheiden, die bisher, was die vergleichend-embryologischen Verhältnisse anbetrifft, nur wenig Beziehungen zu einander erkennen liessen. Es werden so sich auch mancherlei Umgruppierungen innerhalb der Ordnung als notwendig erweisen. Bei diesen Erwägungen dürfen wir allerdings nicht vergessen, dass die Ordnung der Insektenfresser über 300 rezente Arten umfasst, von denen bisher erst 13 Spezies aus ganz verschiedenen Familien untersucht werden konnten.

Um doch zu einem gewissen Abschluss zu kommen, hat MOSSMAN in seiner Monographie auf Grund der älteren Befunde versucht, die Fruchthüllen der Insektivoren einheitlich zu charakterisieren: 1) die Keimscheibe soll sich nach ihm im Uterus antimesometral oder orthomesometral (= lateral) orientieren; dabei ist aber streng zwischen Orientierung der Keimscheibe und der Position der ersten Anheftung zu unterscheiden, da das Nidationsverhalten nicht einmal als Gruppen- oder Familiencharakteristikum angesehen wird; 2) wäre der Dottersack für die ganze Ordnung klein und soll bis zur Geburt bestehen bleiben; ausserdem würden die Kerfejäger prinzipiell zur unvollständigen Keimblätterumkehr neigen; 3) wäre die entodermale Allantois nach diesem Schema mittelgross oder klein, und 4) die definitive Placenta durchwegs labyrinthin-haemochorial. Dass diese hier angedeutete Auffassung nicht in allen Punkten zutreffen kann, möge die folgende Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse beweisen.

Hemicentetes semispinosus (Abb. 1) zeigt nach GOETZ eine superfizielle, intraglanduläre sowie orthomesometrale Implantation, wobei eine Decidua capsularis völlig fehlt. Dieses

Verhalten ist eine besonders raumschaffende Nidationsart und erklärt sich durch die enorm grosse Fruchtbarkeit der Centetinen (Bluntschli, 1937), die mit Portmann (1938) als ein sehr archaisches Verhalten unter den Säugetieren angesprochen werden darf. Die Keimscheibe orientiert sich ebenfalls lateral. Im weiteren Verlauf der Entwicklung kommt es zur Ausbildung eines grossen Dottersackes, der eine orthomesometral gelegene, sehr hochstehende, aber nur temporäre Choriovitellinplacenta aufbaut. Dieses Placentarorgan verbindet sich mit einem sehr grossen „falschen Placentarkissen", das in dieser Ausdehnung bisher nur bei den weichhaarigen Borstenigeln bekannt geworden ist.

Derartige Schleimhautkissen, die nicht am Implantationsort auftreten, finden sich nach den bisherigen Erfahrungen dort, wo sie einer Dottersackplacenta als Ernährungsbasis dienen, also bei den Insektivoren nur dann, wenn eine Choriovitellinplacenta als vorübergehendes Stoffwechselorgan funktioniert (Tab. 1).

Die Allantoisblase von *Hemicentetes* ist gross und bildet die Grundlage für eine am Implantationspol gelegene, weitmaschige Labyrinthplacenta mit einem zentralen Blutbeutel, die den Topfplacenten sehr nahe steht und an die sich peripher ein syndesmochorialer Semiplacentarring anschliesst.

Der ebenfalls auf Madgaskar heimische Borstenigel *Centetes ecaudatus* (siehe Goetz), von dem wir Frühstadien nicht mit Sicherheit kennen, zeigt in späteren Phasen der Entwicklung seiner Eihüllen und im Placentarbau, abgesehen von unwesentlichen, kleinen Abweichungen, die selben Verhältnisse wie *Hemicentetes* (Abb. 1).

Der hartstachelige Borstenigel *Ericulus setosus* (Abb. 2) wurde bislang mit den weichhaarigen Borstenigeln *Centetes* und *Hemicentetes* als in die gleiche Insektivoren-Unterfamilie, die Centetinen, gehörend betrachtet. Seine Einbettung scheint nach meinen Untersuchungen antimesometral und teilweise-interstitiell-intraglandulär zu erfolgen. Die Keimscheibe liegt antimesometral. In den jüngeren Stadien der Placentarentwicklung kommt es bei ihm ebenfalls zum Aufbau einer physiologisch hochentwickelten, allerdings nur ringförmigen und temporären Choriovitellinplacenta. In der Implantationsachse, gegenüber dem Nidationspol, entwickelt sich eine primitive, zweiblättrige Dottersackplacenta, die hier von einem nur angedeuteten falschen Placentarkissen ernährt wird. Im

Tab. 1. — *Tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten Fruchthüllen- und Placentationsmerkmale der Insektivoren.*

Familie	Art	Implantation	Lage der 1. Anheftung	Orientierung der Keimscheibe	Decidua capsularis	Dottersack
Centetinae	*Centetes ecaudatus*	zentral-intraglandulär	ortho-mesometral	ortho-mesometral	fehlt	gross; temporäre Ch.-V.-Placenta
	Hemicentetes semispinosus	zentral-intraglandulär	ortho-mesometral	ortho-mesometral	fehlt	gross; temporäre Ch.-V.-Placenta
	Ericulus setosus	exzentrisch-intraglandulär	anti-mesometral	anti-mesometral	angedeutet	gross; bilaminäre D.-S.-Placenta; tempor. Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
Potamogalidae	*Potamogale velox*	?	?	?	?	klein
Chrysochloridae	*Chrysochloris aurea*	zentral	ortho-mesometral	mesometral	fehlt	gross; temporäre Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
Erinaceidae	*Erinaceus europaeus*	interstitiell	anti-mesometral	anti-mesometral	komplett	mittelgross; persist. Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
	Gymnura	?	anti-mesometral	anti-mesometral	?	?
Soricidae	*Sorex vulgaris*	zentral	bilateral	anti-mesometral	angedeutet	gross; persistente Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
	Crocidura caerulea	exzentrisch	anti-mesometral	anti-mesometral	komplett	gross; persistente Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
	Solenodon paradoxus	exzentrisch ? interstitiell ?	anti-mesometral	?	angedeutet	gross; persistente Ch.-V.-Placenta; komplete Inversion
Talpidae	*Talpa europaea*	zentral	bilateral bis anti-mesometral	anti-mesometral	angedeutet	klein; bilaminäre D.-S.-Placenta; persistente Ch.-V.-Placenta; inkompl. Inversion
	Scalopus aquaticus	?	?	?	?	klein; persistente Ch.-V.-Placenta
Tupaiidae	*Tupaja javanica*	zentral	bilateral	anti-mesometral	fehlt	klein; temporäre Ch.-V.-Placenta

Tab. 1. — *Tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten Fruchthüllen- und Placentationsmerkmale der Insektivoren.*

Art	Falsches Placentarkissen	Entodermales Allantois	Definitive Placenta	Akzessorische Placenten	Autor
Centetes ecaudatus	sehr gross; orthomesometral	gross	discoidale, haemochoriale All.-Ch.-Placenta (Übergangsform)	zentraler Blutbeutel; Semiplacentarring	GOETZ (1936)
Hemicentetes semispinosus	sehr gross; orthomesometral	gross	discoidale, haemochoriale All.-Ch.-Placenta (Übergangsform)	zentraler Blutbeutel; Semiplacentarring	GOETZ (1937 *a* u. *b*)
Ericulus setosus	klein; mesometral	gross	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta	zentraler Blutbeutel	STRAUSS
Potamogale velox	?	gross	discoidale, haemochoriale labyrinthine All.-Ch.-Placenta	diffuse Placenta	HILL (1939)
Chrysochloris aurea	klein; orthomesometral	mittelgross	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		DE LANGE (1919)
Erinaceus europaeus		mittelgross	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		HUBRECHT (1889) RESINK (1903)
Gymnura		?	?		HUBRECHT (1898)
Sorex vulgaris	klein; ringförmig	klein	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		HUBRECHT (1893)
Crocidura caerulea		sehr klein	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta	Trophoblastscheide	SANSOM (1937, 1939)
Solenodon paradoxus		fehlt (?)	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta	Trophoblastkissen	WISLOCKI (1940)
Talpa europaea	klein; ringförmig	mittelgross bis gross	discoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		STRAHL (1892) VERNHOUT (1895)
Scalopus aquaticus	?	mittelgross bis gross	diffuse, epitheliochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		MOSSMAN (1939)
Tupaja javanica	mittelgross, später echte Kissen	mittelgross bis gross	bidiscoidale, haemochoriale, labyrinthine All.-Ch.-Placenta		DE LANGE & NIERSTRASZ (1932)

Vergleich zu *Centetes* und *Hemicentetes* zeigt *Ericulus* eine stärkere Umkehr seiner Fruchthüllen, da bei ihm der Dottersack noch mehr eingedellt wird. Am Placentarpol selbst entwickelt sich eine engmaschige Labyrinthplacenta mit einem zentralen, stark gefalteten Blutbeutel. Weitere Nebenplacenten fehlen.

Die Wasserspitzmaus *Potamogale velox* (siehe Hill) (Abb. 3), die nach der bisher gültigen Auffassung ebenfalls zu den Centetiden gezählt wird, scheint auf Grund ihres Fruchthüllenverhaltens in den allein bekannt gewordenen Spätstadien *Centetes* und *Hemicentetes* nicht fern zu stehen. Die Placentation ist vermutlich rein allantoid. Die entodermale Allantois ist gross und wird durch die Nabelschnurgefässe unvollständig in vier Kammern geteilt. Am Placentarpol findet sich eine kleine, haemochoriale Labyrinthplacenta. An sie schliesst eine epitheliochoriale Placenta von grosser Ausdehnung an, die dem Rest der Decidua überall anliegt. Der Dottersack scheint (nach den von Hill bisher mitgeteilten Untersuchungsergebnissen) klein zu sein.

Der Goldmaulwurf *Chrysochloris aurea* (siehe de Lange) (Abb. 4) zeigt bei lateraler und superfizieller Implantation eine mesometrale Orientierung der Keimscheibe. Allerdings bezeichnet Mossman ihre Lage als eine laterale Modifikation des antimesometralen Typus; aber sowohl seine wie de Langes Abbildungen sprechen viel mehr für eine mesometrale Orientierung. Ebenso findet sich später in orthomesometraler Stellung eine kappenförmige und vorübergehende Choriovitellinplacenta mit einem ernährenden falschen Placentarkissen. In den ältesten, bisher untersuchten Placentarstadien von *Chrysochloris* ist der Dottersack praktisch ganz verschwunden (nach brieflicher Mitteilung von de Lange an Hintzsche, 1940) und die gestielte Placenta wird, im Vergleich zu den Centetinen, nur von einem bescheidenen Allantoisrest umgeben. *Chrysochloris* zeigt ausserdem eine leichte Inversion der Eihäute.

Die Placenta und die Fruchthüllen des europäischen Igels *Erinaceus europaeus* (Abb. 5) sind durch die grundlegenden Arbeiten Hubrechts und seines Schülers Resink allgemein bekannt geworden. Die Keimscheibe ist in utero antimesometral orientiert und wird relativ bald von einer vollständigen Decidua capsularis umschlossen. In den jüngeren Placentarphasen findet sich ein mittelgrosser Dottersack, der später teilweise

invertiert wird. Anfänglich ist auch eine ringförmige Choriovitellinplacenta vorhanden, die trotz starker Schrumpfung bis zur Geburt nachweisbar bleibt. Der haemochorialen Labyrinthplacenta liegt eine nur mittelgrosse Allantois an.

Zwischen *Erinaceus* und den Soriciden besteht auf Grund der Fruchthüllen möglicherweise eine nahe phylogenetische Beziehung, denn bei der Waldspitzmaus *Sorex vulgaris* (siehe HUBRECHT) (Abb. 6) wird der relativ grosse Dottersack stärker invertiert als bei den Erinaceiden. Der embryonale Harnsack scheint verhältnismässig klein zu sein. Der Keim implantiert sich primär bilateral und seine Scheibe ist antimesometral orientiert. Zufolge der zentralen Einbettung kann eine kapsuläre Decidua nur angedeutet vorhanden sein. Entsprechend der bilateralen Implantation wird mit Hilfe einer ringförmigen, kissenartigen Schleimhautanschwellung eine temporäre, gürtelförmige Choriovitallinplacenta aufgebaut.

Die indische Spitzmaus *Crocidura caerulea* (siehe SANSOM) (Abb. 7) steht den Soriciden auch vom vergleichend-embryologischen Standpunkt aus recht nahe. Die Implantation dürfte teilweise-interstitiell und antimesometral erfolgen; auch die Keimscheibe liegt antimesometral. Anfangs ist eine komplette Decidua capsularis vorhanden, die aber mit zunehmender Ausdehnung des Keimes allmählich verschwindet. Der Dottersack ist gross und wird in den ältesten Entwicklungsstadien weitgehend invertiert, sodass nur noch ein spaltförmiges Lumen vorhanden ist. Die entodermale Allantois (in meinem Schema gar nicht dargestellt) ist sehr klein und überhaupt nur kurze Zeit als Bläschen nachweisbar. Es kommt früh zur Ausbildung einer ringförmigen Dottersackplacenta, die bis zum Wurf erhalten bleibt. Die definitive Labyrinthplacenta ist allanto-haemochorial. Die allantoiden Nabelschnurgefässe durchsetzen, ehe sie an die Placenta gelangen, eine dichte Trophoblastscheide, die nach den Feststellungen von SANSOM, etwa in ähnlicher Weise wie der Blutbeutel von *Ericulus*, im Dienst der Nahrungsaufbereitung für den Fetus stehen dürfte.

Der auf San Domingo heimische *Solenodon paradoxus* (siehe WISLOCKI) (Abb. 8), von dem erst ein trächtiger Fruchthalter untersucht werden konnte, schliesst sich gerade in bezug auf die Neigung zur Keimblätterumkehr den *Soricoidae* leicht an, obwohl er auf Grund der bisher gebräuchlichen, taxonomischen Merkmale

zu den *Centetoidae* gezählt wurde. Er zeigt eine komplette Inversion seiner Fruchthüllen. Eine entodermale Allantois fehlt wahrscheinlich völlig; deren Bildung scheint überhaupt mit fortschreitender Keimblätterumkehr schrittweise zu unterbleiben. Da bisher nur eine ältere Placentarphase von *Solenodon* beschrieben werden konnte, fehlen noch Angaben über den Implantationsmodus; allerdings waren in dem untersuchten Fall Reste einer Decidua capsularis vorhanden. Neben der allantoiden, haemochorialen Placenta persistiert eine primäre Choriovitellinplacenta offenbar bis zur Geburt. In gleicher Weise wie bei *Crocidura* liegt auch hier über dem haemochorialen Placentarlabyrinth ein dickes Trophoblastpolster. Diese nicht fetal vaskularisierte Zone besteht aus anastomosierenden Cytotrophoblastzellhaufen, die untereinander zusammenhängende Spalträume umschliessen. Diese Spalten stehen mit den mütterlichen Blutlakunen in Verbindung, enthalten aber wenig Blut. Eine gewisse Ähnlichkeit dieses Trophoblastpolsters mit dem stark gefalteten Blutbeutel von *Ericulus* ist auch hier nicht zu verkennen.

Der europäische Maulwurf *Talpa europaea* (siehe STRAHL, VERNHOUT) (Abb. 9) implantiert sich superfiziell und hat darum auch nur eine angedeutete Decidua capsularis. Die Nidation erfolgt entweder bilateral oder antimesometral, während die Keimscheibe stets antimesometral orientiert ist. Neben einem kleinen Dottersack mit unvollständiger Keimblätterumkehr findet sich eine mittelgrosse Allantoisblase. Einer gürtelförmigen temporären Choriovitellinplacenta dient ein kleines, ringförmiges falsches Placentarkissen als Ernährungsgrundlage. Die definitive Placenta ist nach den Untersuchungen von VERNHOUT als allantoid-haemochorial anzusprechen, während GROSSER (1927 u. 1935) die Auffassung vertritt, die Talpaplacenta sei in die endotheliochoriale Gruppe einzureihen.

Völlig anders als *Talpa* verhält sich in seinem späteren Placentarbau der amerikanische Maulwurf *Scalopus aquaticus* (siehe MOSSMAN) (Abb. 10). Hier findet sich eine rein epitheliochoriale Placenta mit leicht angedeuteten Zotten. Auch sind die für die Halbplacenten charakteristischen Chorionblasen vorhanden. Diese Semiplacenta lässt nur eine kleine mesometrale Kalotte an der Fruchtblase frei. Bis zur Funktionsaufnahme der diffusen Placenta arbeitet eine vorübergehende Dottersackplacenta als kindliches

Stoffwechselorgan, das aus einer kleinen Nabelblase hervorgegangen ist. Die entodermale Allantois soll wie beim europäischen Maulwurf mittelgross sein.

Die Einordnung von *Tupaja javanica* (siehe DE LANGE und NIERSTRASZ) (Abb. 11) bei den Insektivoren ist schon mehrfach bestritten worden; auch die bisher bekannt gewordenen embryologischen Tatsachen lassen erhebliche Zweifel an der Richtigkeit dieser Klassifizierung auftauchen. Die Implantation des *Tupaja*-Keimes erfolgt bilateral und superfiziell; eine kapsuläre Decidua fehlt. Die Keimscheibe ist antimesometral orientiert. Der Dottersack ist klein und die temporäre Choriovitellinplacenta liegt zwei ringförmigen falschen Placentarkissen an, die nach Ausbildung der doppelscheibenförmigen, allanto-haemochorialen Labyrinthplacenta zu echten Placentarkissen werden. Die Allantoisblase selbst ist mittelgross.

Tabelle 2 versucht nun auf Grund der zitierten Arbeiten in einer tabellarischen Übersicht die eingangs genannten vier Hauptmerkmale für die 13 bisher untersuchten Insektivorenarten darzustellen. Die Orientierung der Keimscheibe im Uterus kann darnach als ziemlich einheitlich bezeichnet werden. Bei den beiden weichhaarigen Centetinen sieht sie nach lateral und bei den Arten mit Neigung zur Keimblätterumkehr, *Ericulus* bis *Tupaja* (ohne *Chrysochloris*), scheint nach den bisherigen Ergebnissen die antimesometrale Lage vorzuherrschen. Die orthomesometrale Stellung bei den weichhaarigen Borstenigeln erklärt sich vermutlich durch die grosse Fruchtbarkeit dieser Tiere. Darum ist vielleicht auch der Schluss gestattet, es sei die antimesometrale Lage der Keimscheibe im Uterus als die evolutierte Modifikation eines ursprünglich orthomesometralen Typus anzusehen. Die mesometrale Orientierung der Keimscheibe bei *Chrysochloris* ist, wie auch MOSSMAN hervorhebt, noch nicht genügend bewiesen, sodass das abweichende Verhalten des Goldmaulwurfes event. später nicht bestätigt werden dürfte. Die Position des Implantationsortes fällt, abgesehen von *Chrysochloris* und den drei bilateral sich implantierenden Formen (*Sorex*, *Crocidura* und *Tupaja*), stets mit der Orientierungsrichtung der Keimscheibe zusammen.

Das Verhalten des Dottersackes ist dagegen nicht einheitlich: er ist bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Insektivorenformen (im Gegensatz zu den Angaben von MOSSMAN) gross und nur bei

Tab. 2. — *Tabellarische Übersicht der vier charakteristischen Eihautmerkmale für die bisher untersuchten Insektivoren.*

	Centetes	*Hemicentetes*	*Potamogale*	*Ericulus*	*Chrysochloris*	*Erinaceus*	*Gymnura*	*Sorex*	*Crocidura*	*Solenodon*	*Talpa*	*Scalopus*	*Tupaja*
Orientierung der Keimscheibe:													
mesometral.					+								
orthomesometral	+	+	?										
antimesometral				+		+	+	+	+	?	+	?	+
Dottersack:													
gross:													
permanent						+	?	+	+	—			
temporär	+	+		+	+								
klein:													
permanent											+	?	+
temporär.													
Inversion:													
inkomplett			+	+	+	+	?	+	+		+	?	?
komplett										+			
Allantoisblase:													
gross	+	+	+	+									
mittelgross					+	+	?				+	+	+
klein								+	(+)	0			
Morphologie der Placenta:													
villös, epitheliochorial . .			+									+	
villös, syndesmochorial .	+	+											
labyr., endotheliochorial .													
labyr., haemochorial . .			+	+	+	+	?	+	+	+	+		+
trans., haemochorial . .	+	+											
villös, haemochorial . . .													

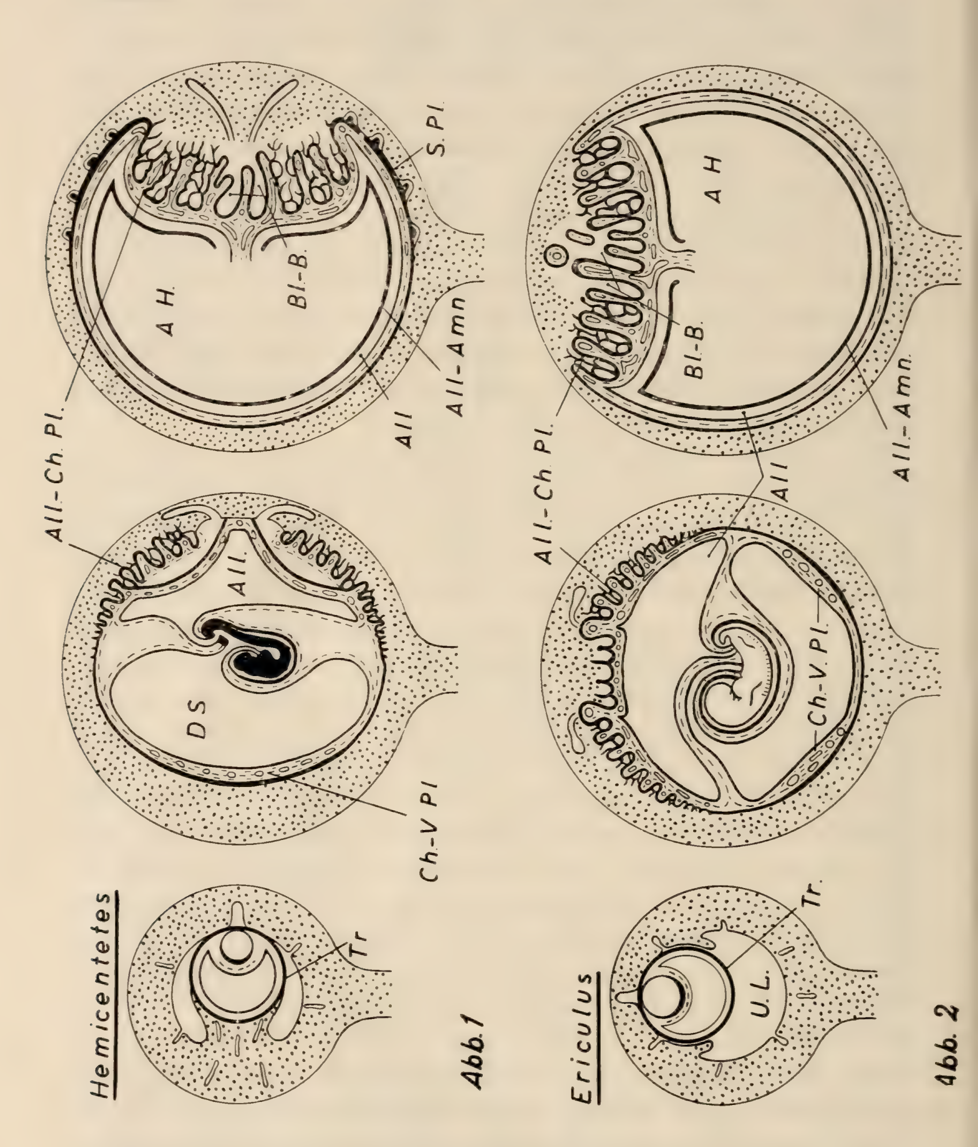
Potamogale, *Talpa*, *Scalopus* (?) und *Tupaja* klein. Bei den Arten mit Inversion der Fruchthüllen muss natürlich die Nabelblase in irgendeiner Form persistieren, denn sonst ist eine bis zur Geburt funktionstüchtige Splanchnopleura nicht vorstellbar. Mit Ausnahme

der beiden weichhaarigen Borstenigel *Centetes* und *Hemicentetes* findet sich von *Ericulus* über *Chrysochloris*, *Erinaceus* und die Soriciden zu *Solenodon* ein fliessender Übergang der Keimblätterumkehr bis zur völligen Inversion. Damit geht, wie schon angedeutet, eine Grössenabnahme der entodermalen Allantois bis zum völligen Verschwinden parallel. Der europäische und der amerikanische Maulwurf, *Talpa* und *Scalopus*, haben ebenso wie *Tupaja* neben einem kleinen Dottersack eine mittelgrosse Allantois. Sie neigen wohl ebenfalls zur Keimblätterumkehr, wobei sich diese Vermutung auf die Grösse der Allantoisblasen stützt. Aus den Untersuchungen von Hintzsche wissen wir, dass, im Gegensatz zu einer weit verbreiteten Ansicht, zwischen der Grösse der entodermalen Allantois und der Urnierenfunktion bei den centetoiden Kerfejägern keine sicheren Beziehungen bestehen. So kann möglicherweise in dem reziproken Verhältnis von Keimblätterumkehr zur Allantoisausbildung eine gegenseitige Abhängigkeit physiologischer Prozesse ihren Ausdruck finden.

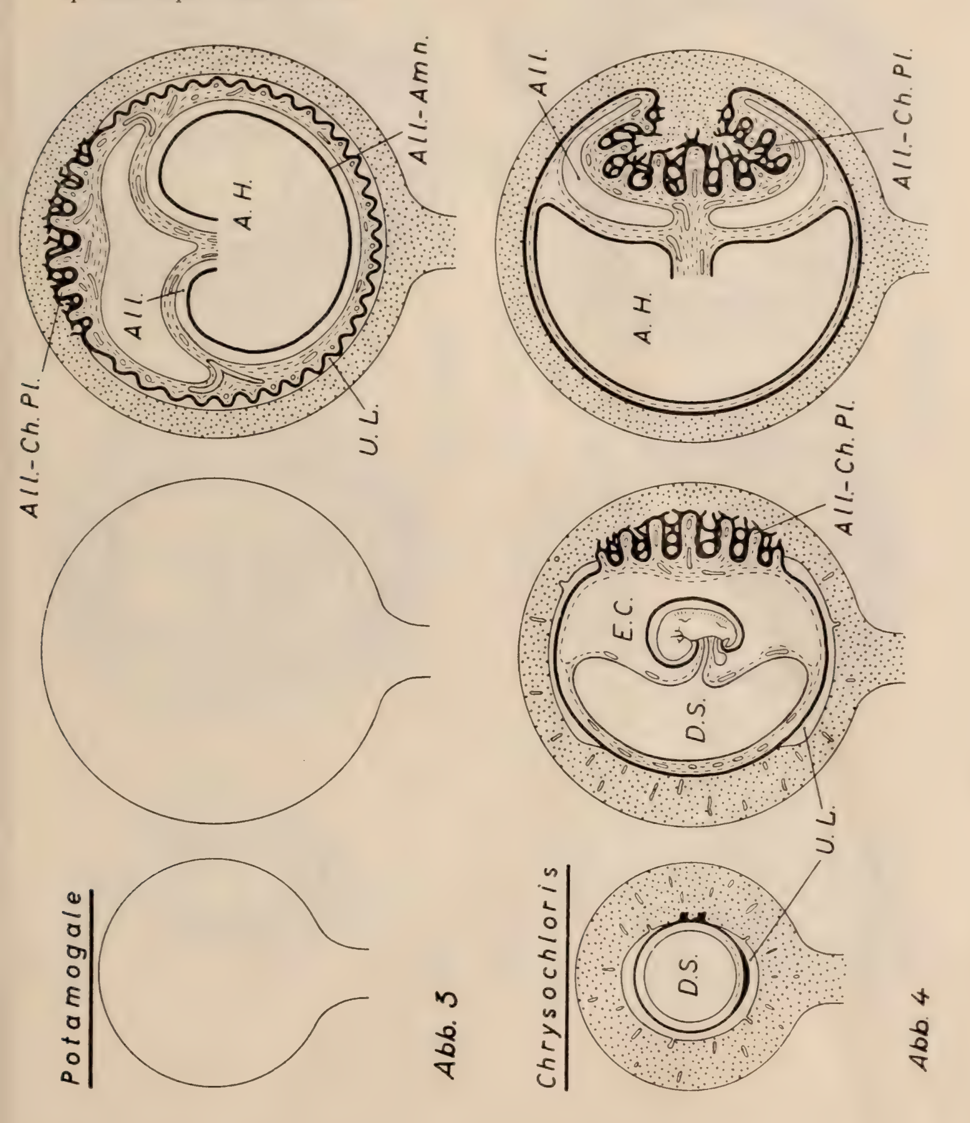
Zur feineren Morphologie der definitiven Placenta lässt sich sagen, dass wohl die labyrinthine, hämochoriale Form vorherrscht; aber es kommen sowohl, wie *Centetes* und *Hemicentetes* zeigen, Übergänge zur Topfplacenta als auch zu Semiplacenten, wie sie die gleichen Spezies und *Potamogale* zeigen, vor. *Centetes* und *Hemicentetes* haben einen syndesmochorialen Semiplacentarring, während *Potamogale* neben seiner zentralen Labyrinthplacenta eine grosse epitheliochoriale Placenta besitzt. Zum Unterschied aller bisher untersuchten Insektivoren zählt *Scalopus* zu den Adeciduaten, denn er hat eine ausschliesslich epitheliochoriale Placenta. So zeigt sich auch hier wieder die grosse Mannigfaltigkeit im Aufbau der Insektivorenplacenta, die die Schlüsselstellung der Insektenfresser von neuem bekräftigt. Die weichhaarigen Borstenigel verdienen dabei eine besondere Beachtung, weil sie unter den Kerfejägern einer hypothetischen Carnivoren-Insektivorenwurzel des Säugetierstammbaumes am nächsten stehen dürften. Auch die Beziehungen dieser Centetinen zu den Ungulaten und Lemuriden sind in phylogenetischer Hinsicht von Bedeutung, worauf schon Goetz hingewiesen hat. *Potamogale* und *Scalopus*, welcher bisher zu den Talpiden gezählt wird, könnten sich vielleicht zukünftig auf Grund ihrer Fruchthüllen- und Placentarverhältnisse als Bindeglieder zwischen den madagassischen Borstenigeln und den Halbaffen

ERKLÄRUNG DER FIGUREN

Schematische Darstellung der Fruchthüllenbildung und Placentation einzelner Insektivoren (modifiziert und vervollständigt nach Mossman). In Figur 1 sind die Verhältnisse für *Hemicentetes* dargestellt, doch gilt dabei die älteste Phase infolge weitgehender Ähnlichkeit auch für *Centetes*.



Abkürzungen: A.H. = Amnionhöhle, All. = entodermale Allantois, All.-Amn. = Allantoamnion, All.-Ch.Pl. = Allantochorionplacenta, Bl.-B. = Blutbeutel, Ch.-V.Pl. = Choriovitellinplacenta, D.C. = Decidua capsularis, D.S. = Dottersack, E.C. = Exocoelom, S.Pl. = Semiplacenta, Tr. = Trophoblast, U.L. = Uteruslumen, Z.spl. = splanchnopleurale Zotten.



Erinaceus

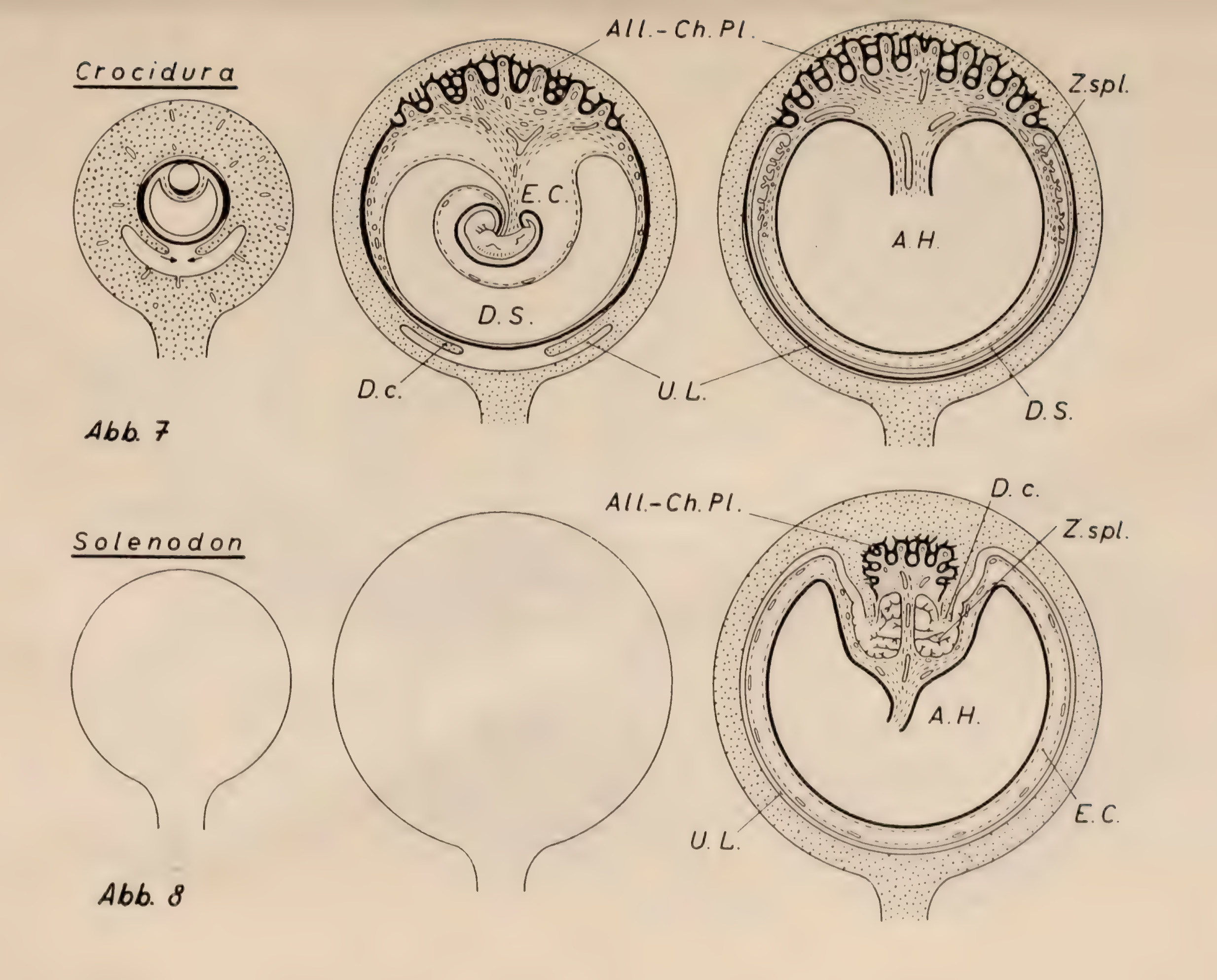
All-Ch. Pl.
E.C.
Ch-V. Pl.
D.c.
U.L.
A.H.
D.S.

Abb. 5

Sorex

D.S.
Tr.
All.-Ch. Pl.
Ch.-V. Pl.
D.S.
U.L.
Z.spl.
E.C.
A.H.
D.S.

Abb. 6



Crocidura
All.-Ch.Pl.
Z.spl.
E.C.
A.H.
D.S.
D.c.
U.L.
D.S.
Solenodon
All.-Ch.Pl.
D.c.
Z.spl.
A.H.
U.L.
E.C.

Abb. 7

Abb. 8

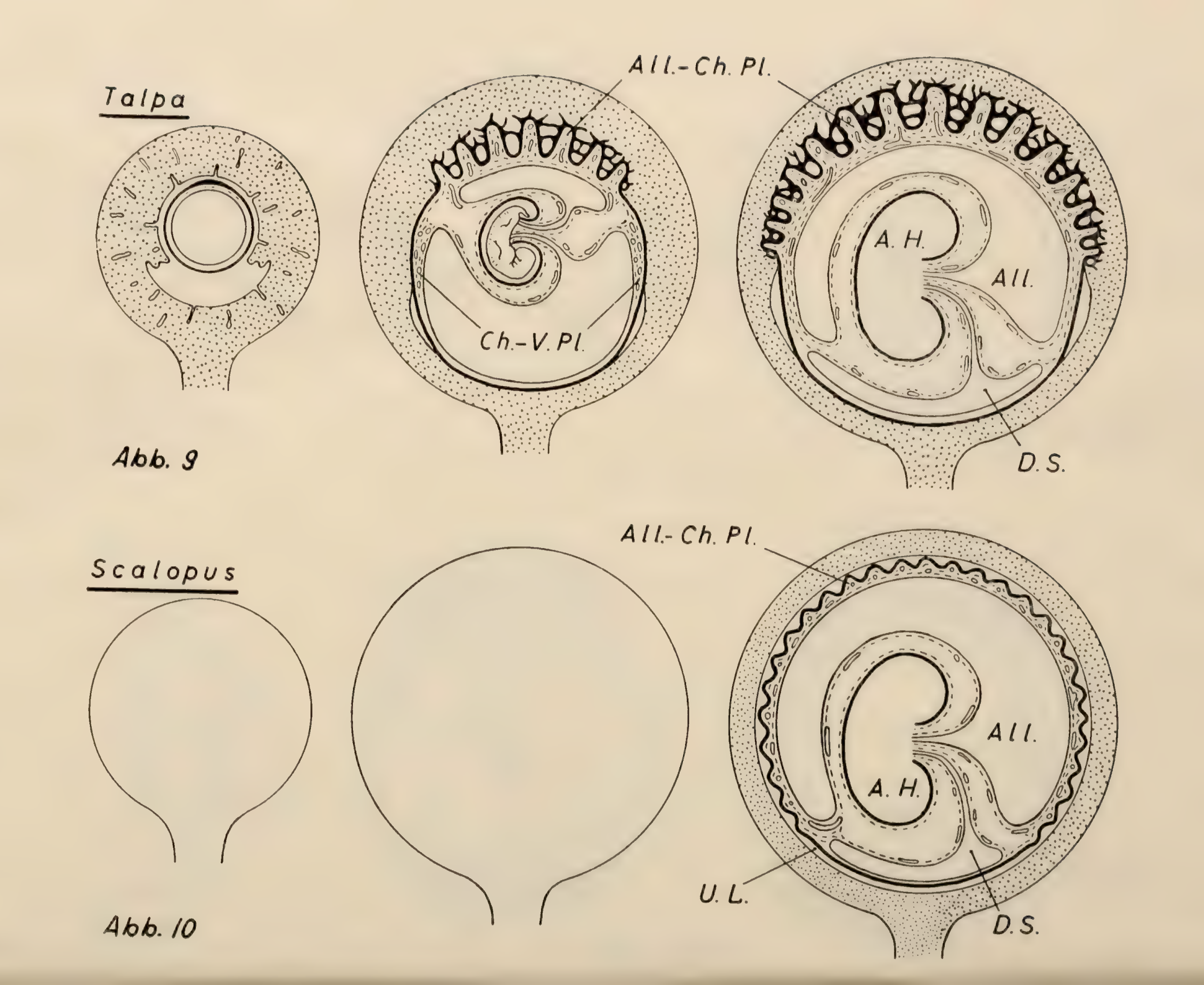

Talpa
All.-Ch. Pl.
All.-Ch. Pl.
A. H.
All.
Ch.-V. Pl.
D. S.
Scalopus
All.- Ch. Pl.
All.
A. H.
U. L.
D. S.

Abb. 9

Abb. 10

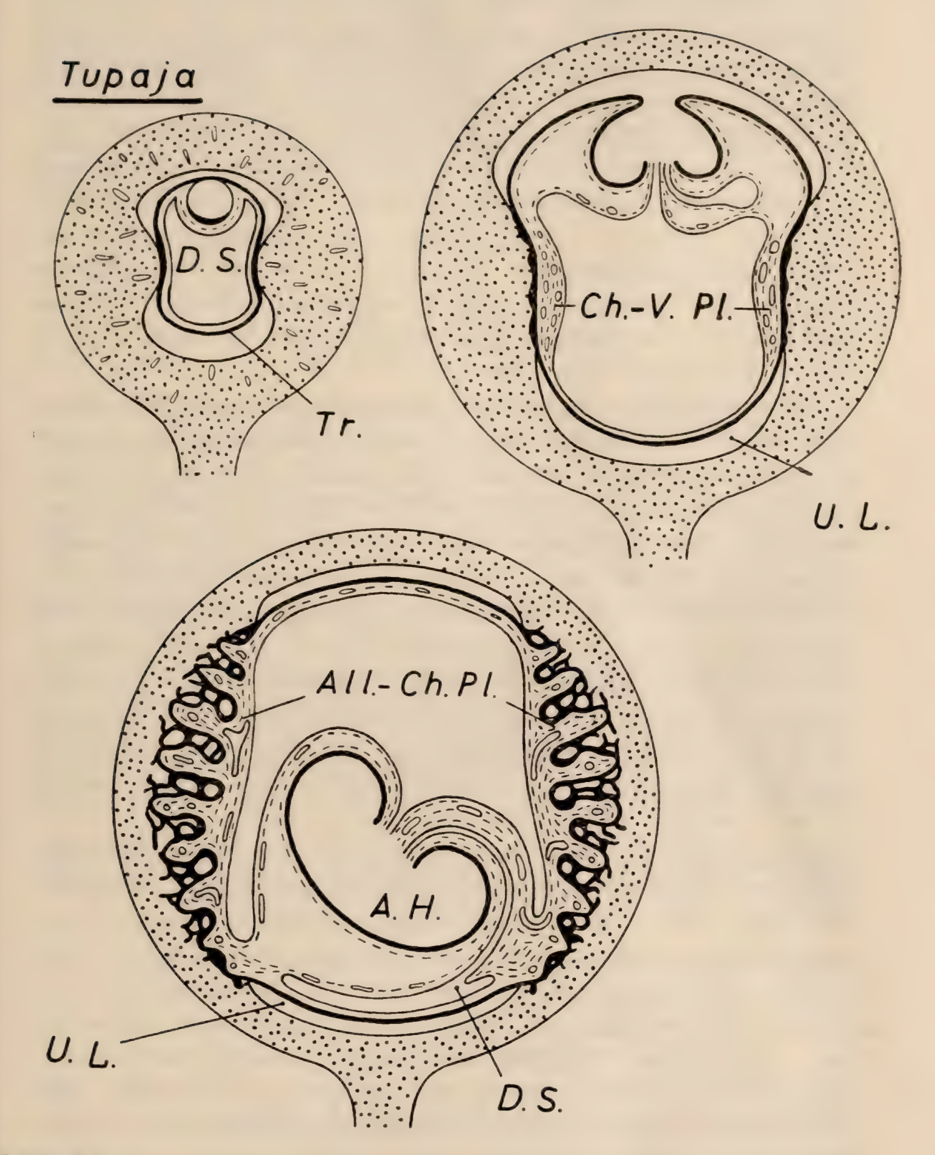


Abb. 11

erweisen. Auch die gleichsinnige Orientierung der Keimscheibe teilt *Scalopus* mit den Prosimiern und zeigt ausserdem ein ähnliches Verhalten von Allantois und Dottersack sowie eine identische diffuse Placentation. Abgesehen von seinem Placentationstypus liesse sich vielleicht auch *Tupaja* auf Grund seiner Fetalanhänge als Bindeglied zwischen den Insektivoren und Lemuroiden einreihen. Neben diesen vergleichend-embryologischen Feststellungen sprechen auch vergleichend-anatomische Tatsachen (Carlsson, 1922, und Gregory, 1910) für eine solche Zwischenstellung des javanischen Spitzhörnchens. Le Gros Clark (1932) bezeichnet geradezu die *Tupaiidae* als eine Übergangsform fortgeschrittener Insektivoren, aus denen sich im Paläozän die primitiven Lemuroiden entwickelt haben könnten.

Die Gruppe der Formen mit sukzessiver Keimblätterumkehr (*Ericulus* bis *Solenodon*) ist durch den hartstacheligen Borstenigel in guter Verbindung mit den dem Eutheriengrundtypus angenäherten Centetinen. Auf Grund ihres Eihaut- und Placentarverhaltens haben *Ericulus* und die weichhaarigen Borstenigel mannigfache Beziehungen, weichen aber in mancherlei Hinsicht wiederum von einander ab (Strauss). *Ericulus* darf wohl im Vergleich mit *Centetes* und *Hemicentetes* als die stärker evolutierte Form angesehen werden, die zu den Erinaceiden und Soriciden überleitet. Diese Gruppe mit verschiedenen Phasen der Inversion der Fruchthüllen stellt innerhalb der Kerfejäger gewissermassen eine (allerdings noch recht lückenhafte) Parallele zu den Nagern mit sukzessiver Keimblätterumkehr dar.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Morphologie der definitiven Insektivoren-Placenta nicht wie bei anderen Säugetierordnungen als ein ordnungsspezifisches Kriterium dienen kann, obwohl sich die untersuchten Arten um eine hämochoriale Labyrinthplacenta gruppieren dürften. Auch die Grösse der entodermalen Allantois zeigt bei den untersuchten Insektivorenformen ganz verschiedene Möglichkeiten. Dabei scheint die Grössenabnahme der Allantoisblase bei den Formen mit teilweiser oder kompletter Keimblätterumkehr in direkten Beziehungen zu dieser Inversion zu stehen. Es kann also vielleicht nur die Inversion, weniger die Grösse des Dottersackes als Ordnungsmerkmal für die Insektivoren gelten. So sind wir heute auf Grund unserer lückenhaften Befunde sicher noch nicht in der Lage von einer bestimmten

Form der Insektivorenplacenta zu sprechen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich im Verlaufe von weiteren Untersuchungen zeigen wird, dass die Insektenfresser überhaupt keine einheitliche Ordnung darstellen. Diese Auffassung erscheint jedenfalls bei den so nahen Beziehungen der in die Insektivorengruppe gestellten Tierformen zum Grundtypus der heute lebenden Eutherien gar nicht so abwegig.

LITERATURVERZEICHNIS.

1937. Bluntschli, H. *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semispinosus Cuv.).* Rev. Suisse Zool., Bd. 44, S. 271.

1922. Carlsson, A. *Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae.* Acta Zool., Bd. 3, S. 227.

1932. Clark, W. E. Le Gros. *The brain of the Insectivora.* Proc. Zool. Soc. London, S. 975.

1936. Goetz, R. H. *Eine Neuuntersuchung der Centetesplacenta.* Z. Anat., Bd. 106, S. 315.

1937*a*. —— *Die Implantation und Frühentwicklung von Hemicentetes semispinosus (Cuvier).* Z. Anat., Bd. 107, S. 274.

1937*b*. —— *Die Entwicklung der Fruchthüllen und der Placenta bei Hemicentetes semispinosus (Cuvier).* Z. Anat., Bd. 108, S. 161.

1910. Gregory, W. K. *The Orders of Mammals*, in: Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Bd. 27, S. 1.

1927. Grosser, O. *Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation des Menschen und der Säugetiere.* München: J. F. Bergmann (Dtsch. Frauenheilk., Bd. 5).

1935. —— *Über vergleichende Anatomie und Phylogenese der Placenta.* Verh. Anat. Ges. Jena 1935.

1940. Hintzsche, E. *Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois.* Z. anat.-mikr. Forsch., Bd. 48, S. 54.

1939. Hill, J. P. *The macroscopic features of the placentation of the water-shrew (Potamogale velox).* Bio-Morphosis, Bd. 1, S. 331.

1889. Hubrecht, A. A. W. *The placentation of Erinaceus europaeus, with remarks on the phylogeny of the placenta.* Quart. Journ. Micr. Sci., Bd. 30, S. 823.

1893. —— *The placentation of the shrew (Sorex vulgaris L.).* Quart. Journ. Micr. Sci., Bd. 35, S. 481.

1898. Hubrecht, A. A. W. *La formation de la decidua reflexa chez les genres Erinaceus et Gymnura.* Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg, Suppl. 2, S. 159.

1919. Lange, D. de. *Contribution to the knowledge of the placentation of the Cape goldmole (Chrysochloris).* Bijdragen tot de dierkunde, Amsterdam. Leiden: E. J. Brill.

1932. Lange, D. de und Nierstrasz, H. F. *Tabellarische Übersicht der Entwicklung von Tupaja javanica,* in: Ontogenese der Wirbeltiere in Übersichten, H. 1. Utrecht: A. Oosthoek.

1937. Mossman, H. W. *Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures.* Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 479, Contrib. Embryol. Nr. 158, Bd. 26, S. 129.

1939. —— *The epithelio-chorial placenta of an American mole, Scalopus aquaticus.* Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, Bd. 109, S. 373.

1903. Resink, A. J. *Bydrage tot de kennis der placentatië van Erinaceus europaeus.* Tijdschr. Nederl. Dierkd. Ver'igg. (2), Bd. 7, S. 235.

1937. Sansom, G. S. *The placentation of the Indian musk-shrew (Crocidura caerulea).* Trans. Zool. Soc. London, Bd. 23, S. 267.

1939. —— *Early development and placentation of the Indian musk-shrew (Crocidura caerulea).* Bio-Morphosis, Bd. 1.

1892. Strahl, H. *Die Placenta von Talpa europaea.* Anat. Hefte, Bd. 1, S. 113.

Strauss, F. *Die Placentation von Ericulus setosus.* Bisher unveröffentlicht.

1895. Vernhout, J. H. *Über die Placenta des Maulwurfes (Talpa europaea L.).* Anat. Hefte, Bd. 5, S. 1.

1940. Wislocki, G. B. *The placentation of Solenodon paradoxus.* Am. J. Anat., Bd. 66, S. 497.

Tome 49, nº 20. — Septembre 1942.

Materialien zur Revision der Collembolen

I. Neue und verkannte Isotomiden

von

Hermann GISIN

Basel.

Mit 7 Textabbildungen.

Eine durch meinen Lehrer, Herrn Prof. Dr. Handschin (Basel), angeregte und geleitete Arbeit vorherrschend biocönotischer Richtung über die Collembolen zeigte erneut sehr krass die Revisionsbedürftigkeit der Systematik dieser Gruppe. Es hat sich als notwendig erwiesen, für alle gefundenen Arten eine Begründung der Determination in Form einer gedrängten Bestimmungstabelle zu geben, in der alle bekannten holarktischen Arten und auf sie bezügliche Literatur Berücksichtigung und zum grossen Teile Erwähnung finden werden. Um dort eine Belastung mit systematischen Details zu vermeiden, will ich hier die Behandlung einiger bisher wenig bekannter systematischer Probleme vorwegnehmen.

1. Die Ventralbeborstung des Manubriums bei den Isotomiden.

Bis in die neueste Zeit wurde diesem Merkmal fast keine Beachtung geschenkt. Nur gelegentlich findet es Erwähnung in den Beschreibungen der genauesten älteren Diagnostiker, doch ohne eine Rolle in den Bestimmungstabellen zu spielen. Auch in der überaus reich illustrierten Bearbeitung der nordamerikanischen Isotomiden durch Folsom 1937 wird es nur unregelmässig in den Diagnosen angegeben und erscheint einzig in der Gattung *Proisotoma* (wo es den Autoren am frühesten auffiel) als Bestimmungsmerkmal:

nur wenige vollständige Abbildungen werden davon gegeben. Für *Folsomia*-Arten verwenden es KSENEMAN 1936 und AGRELL 1939. Für mehrere sehr häufige Arten gibt BAGNALL 1939 *a*, *b* zum erstenmal eine genaue Beschreibung, doch fehlen seinen Darstellungen leider die Figuren.

Bei der genauen morphologischen Analyse einiger Isotomiden fiel mir die Prägnanz des Merkmals auf, und ich begann zu untersuchen, inwiefern es als Bestimmungsmerkmal dienen könne. Die Erwartungen darin wurden weit übertroffen, indem es sich als sehr konstant für die Adulttiere einer Art, bei deutlichen Unterschieden zwischen nahe verwandten Arten, erwies. Deshalb sei im folgenden für einige Arten dieses Merkmal beschrieben und abgebildet.

In der Diagnose erscheint die Angabe der ventralen Beborstung des Manubriums am einfachsten in Gestalt einer Formel, wie sie auch BAGNALL verwendet, ähnlich den Formeln der Dentaldornen von Tomoceriden. Die Prägnanz wird bedingt durch das Auftreten sehr starker Borsten an der distalen Hälfte der ventralen Manubriumfläche in symmetrischer Verteilung. Die Formel gibt nun die Zahl der Borsten in jeder Querreihe in distaler Richtung an; z. B. bedeutet für *Isotomiella minor* 1+1, 2+2, 2+2: es finden sich drei Querreihen, von denen die proximale aus 1+1, die subapikale aus 2+2 und die apikale aus 2+2 Borsten bestehen oder einfacher, addiert aus 5+5 Borsten. (Ich beschränke also die Summandenschreibung im Gegensatz zu BAGNALL, aber in Übereinstimmung mit ähnlichen Formeln von DENIS, üblicherweise auf Symmetrien.) Seltener sind auch in der proximalen Hälfte der ventralen Manubriumfläche schwächere Borsten vorhanden, welche die Symmetrie oft nicht so klar erkennen lassen oder nur unpaar auf der Mediane auftreten; in der Formel können diese summarisch oder in Querreihen geordnet angegeben werden. Z. B. für *Isotomiella paraminor* n. sp. 1, 1, 2, 3, 1, 3+3, 2+2 oder summarisch 8, 3+3, 2+2. Einige Beispiele mögen über die Mannigfaltigkeit und Brauchbarkeit dieses Merkmals orientieren:

0 + 0 ventrale Manubrialborsten:

Subgen. *Ballistura* (Gen. *Proisotoma*) CB. nach FOLSOM 1937 (Fig. 4).

Archisotoma besselsi Pack., nach LINNANIEMI 1912.

Tetracanthella wahlgreni Ax., nach FOLSOM 1937.

Isotomodes templetoni Bagnall 1939*a*.
Folsomia achaeta Bagnall 1939*a*.

1 + 1:
Folsomia quadrioculata Tullb. (Fig. 3).
F. elongata Folsom 1937.
Proisotoma minima Abs. (Fig. 5).
und viele andere *Proisotoma*-Arten.

1 + 1, 1 + 1:
Isotomodes tenuis Folsom 1937.
Folsomia alpina Kseneman 1936.

1 + 1, 1 + 1, 1 + 1:
Folsomia microchaeta Agrell 1939*b*.
F. litsteri Bagnall 1939*a*.

2 + 2, 1 + 1:
Folsomia similis Bagnall 1939*a*.

2 + 2, 2 + 2:
Folsomia spinosa Kseneman 1936.

1 + 1, 2 + 2, 2 + 2:
Isotomiella minor Sch., nach Bagnall 1939*b* (Fig. 6).

4 — 5, 1 + 1, 1 + 1, 3 + 3:
Folsomia penicula Bagnall 1939*a* (Fig. 2).

8, 3 + 3, 2 + 2:
Isotomiella paraminor n. sp. (Fig. 7).

Zahlreich: bei den Arten von *Isotoma* und *Isotomurus*.

2. **Uzelia (Pentapleotoma) coniferarum** Bagnall 1939.

Syn.: *Uzelia setifera coniferarum* Bagnall 1939*a*.

(Fig. 1.)

Beim Vergleichen einer zunächst als *Uzelia setifera* Absolon bestimmten, von trockenen Rindenflechten des Hochjura stammenden Form mit der Originaldiagnose fielen mir neben kleinern besonders folgende Unterschiede auf:

Uz. setifera Absolon 1901*c*:	Exemplare vom Jura:
Abd. V und VI durch Zeichnung und Masszahlen als getrennt angegeben;	Abd. V + VI verschmolzen:
Abd. III : IV = 4 : 7 ;	Abd. III : IV = 6 : 7 .

Beide Unterschiede betreffen Merkmale, die sonst in der Isotomiden-Systematik als von generischer oder subgenerischer

Wertigkeit betrachtet werden (vergl. *Isotoma—Pseudisotoma*, *Proisotoma—Isotomina*, *Folsomides—Isotomodes* u. a.). Tatsächlich hat schon Börner 1903 eine bisher von allen Autoren vernachlässigte Gattung *Pentapleotoma* aufgestellt (nur Womersley 1934 erwähnt sie beiläufig als Synonym von *Uzelia*), die sich von *Uzelia* gerade durch obige Merkmale unterscheiden soll. Ferner hat Womersley 1925 zusammen mit Bagnall in Unkenntnis der Gattungen *Uzelia* und *Pentapleotoma* eine neue Gattung *Protanurophorus* beschrieben, die in der Folgezeit als Synonym zu *Uzelia* gezogen wurde, sich aber ebenfalls durch obige Merkmale von *Uzelia setifera* unterscheidet. Da sich nun der Name *Uzelia* für furkalose, analdornentragende Isotomiden eingebürgert hat, und zudem eine Häufung von artenarmen oder gar monotypen Gattungen vermieden werden sollte, nehme ich

Pentapleotoma Börner 1903

als Subgenus von *Uzelia* Absolon 1901.

Syn.: *Protanurophorus* Bagnall u. Womersley 1925.

Die vorliegenden Tiere weichen vom Typus der Untergattung *P. dahli* Börner 1903 nur in den langen Körperhaaren ab, die spitz und nicht „geknöpft“ sind. Hingegen sind sie zweifellos identisch mit der von Bagnall 1939*a* als *Uzelia setifera coniferarum* beschriebenen Form, von der dem Autor u. a. Tiere aus Tannenrinde vom Uetliberg (Zürich) vorlagen. Von der sehr nahe verwandten *Protanurophorus pearmani* Womersley 1925 unterscheidet sie sich durch längere Analdornen. Ob diese Merkmale zur Artentrennung hinreichen oder auch wirklich die einzigen sind, lässt sich vorderhand nicht entscheiden, da den heutigen Ansprüchen genügende Diagnosen der fraglichen Artengruppe nicht vorliegen. Deshalb liefere ich hier von meinen Exemplaren eine ausführliche

Diagnose: Länge 1,4 mm. Ganzer Körper blauschwarz mit hellen Segmenthinterrändern und Flecken. Verhältnis der Tergite von Th. I: II: III: Abd. I: II: III: IV: V+VI = 3: 8: 7: 6: 6½: 7: 8: 5; im gleichen Masstab misst die Kopfdiagonale 11, die Antenne 13. Ant. I: II: III: IV = 13: 23: 24: 37. Ant. IV ohne Endkolben und ohne auffallende längere Endborste (im Gegensatz zu *Uzelia setifera*). Antennalorgan III mit zwei freien, schlanken Sinnes-

kolben, ohne lange Sinnesborste. Ommen 8+8. Postantennalorgan schmalelliptisch, 1½ Ommen lang, dicht neben dem Augenfleck. Tibiotarsus I, II, III mit 5, 6, 6 Keulenhaaren, wovon drei ventral etwas nach deren Mitten und zwei bezw. drei dorsal, distal entspringen. Klaue zahnlos. Empodialanhang nur als stumpfer Höcker des Prätarsus angedeutet. Furca und Retinaculum fehlen völlig.

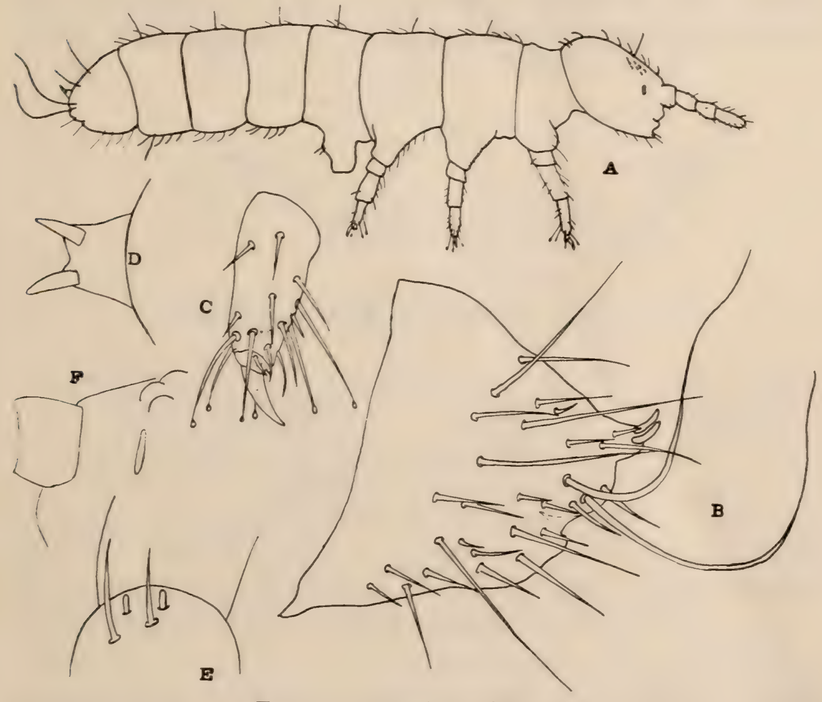


Fig. 1. — *Uzelia coniferarum.*

A. Habitus; B. Abd. V+VI; C. Klaue III, 350/1; D Analpapille und Analdornen dorsal, 700/1; E. Antennalorgan III, 700/1; F. Postantennalorgan, Ant. I und vordere Ommen, 350/1.

Zwei gelbe Analdornen auf gemeinsamer, hoher Papille; Dornen: Papille: Klaue III = 5: 5: 10. Analöffnung ventral. Behaarung struppig, aus gleichmässig verteilten, kurzen, farblosen Borsten. Auf Th. II bis Abd. IV je ein Paar dorsaler und lateraler lang abstehender Spitzborsten, dazu ein Paar ventrolateraler an Abd. IV, mehrere lange und zwei Paar besonders langer nach hinten stehender und aufwärts gekrümmter Borsten auf Abd. V+VI.

3. **Folsomia penicula** Bagnall 1939.

(Fig. 2.)

Bagnall 1939*a*, p. 57, kurze Diagnose ohne Abbildung.

Diagnose: Länge 1,4 mm. Körperform wie *F. quadrioculata*; Körperlänge : Breite Abd. II = 6 : 1; Kopf seitlich, Länge : Breite = 15 : 10. Körper gelbweiss, durch fein punktförmig verteiltes Pigment schmutzig erscheinend; nie so dunkel wie *F. quadrioculata*; Intersegmente, Antennen, Beine und Furca ohne Pigment. Ommen 2+2, wie bei *F. quadrioculata* verteilt, einzeln schwarz pigmentiert, der vordere Fleck doppelt so gross als der hintere. Postantennalorgan 3½—4 mal so lang als vordere Cornea; sehr schmal; Ränder glatt, in der Mitte eingeschnürt. Ant. I: II: III: IV = 22: 40: 35: 60. Scheitel gewölbt. Klaue ohne Innenzahn, mit sehr kleinen Seitenzähnen (Bagnall: „strong lateral teeth"). Klaue : Empodialanhang = 9 : 4. Furca erreicht Hinterrand Abd. II. Manubrium : Dens+Mucro = 7 : 8. Dentes dorsal mit ca. 12, ventral mit 1, 1, 2 Borsten; geringelt. Mucro 2-zähnig wie *F. quadrioculata.* Manubrium ventral mit 4—5, 1+1, 3+3 starken Borsten, die äussern der apicalen Reihe kleiner und etwas zurück-

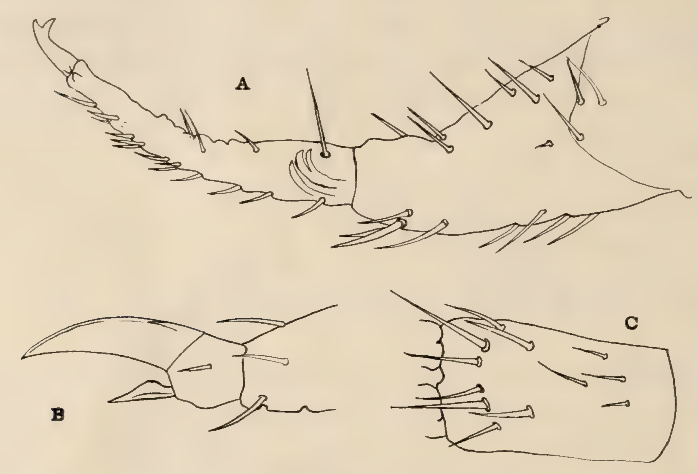


Fig. 2. — *Folsomia penicula.*
A. Furca seitlich, 350/1; B. Klaue, 700/1; C. Manubrium ventral, 350/1.

stehend; die proximalen viel feiner und unregelmässig verteilt. Körperbehaarung wie *F. quadrioculata*, doch tritt sie wegen der helleren Färbung stärker hervor (BAGNALL: „end of abdomen furnished with numerous long bristles forming a brush-like mass"). Rückenmakrochaet : Abd. I = 35—50%.

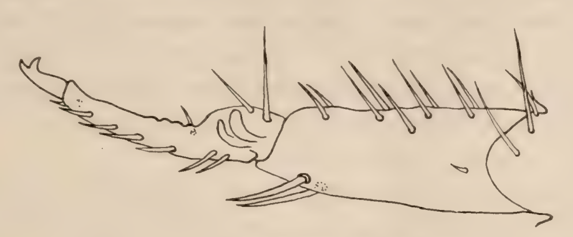


FIG. 3. — *Folsomia quadrioculata*.
Furca seitlich, 310/1.

4. **Proisotoma** Subgen. **Ballistura** Börner 1906.

Typus der Untergattung: *Pr. schötti* D. T.
Diagnosen: BÖRNER 1906, p. 172; BÖRNER 1932, p. 141 (ut Genus); FOLSOM 1937, p. 38.
Syn. nov.: *Folsomides* Stach 1922, p. 17.

STACHS Diagnose der Gattung *Folsomides* enthält als einziges Merkmal, das nicht auch für *Proisotoma* gilt, die langgestreckte Körpergestalt. Auch FOLSOM 1937 fand kein anderes sicheres Unterscheidungsmerkmal (Bestimmungstabellen, p. 8) [1].

Den Autoren ist nun die Entscheidung über dieses Merkmal von jeher schwer gefallen. So wurden folgende offenbar sehr nahe verwandte Arten bald zur einen, bald zur andern Gattung gestellt:

	zu *Proisotoma*:	zu *Folsomides*:
angularis Axelson	LINNANIEMI 1912 BAGNALL 1939*a*	KSENEMAN 1938
decemoculata Stscherbakow	LINNANIEMI 1912	
decemoculatus Mills		MILLS 1935
decemoculata Folsom	FOLSOM 1937	
marchica Frenzel	FRENZEL 1941	

[1] Den langen Körper hat *Folsomides* gemein mit *Isotomodes*, doch ist letztere noch viel schlanker (vergl. Fig. 3 u. 4 in MILLS, 1934).

An zahlreichen Exemplaren von *Proisotoma angularis* Ax. stellte ich nun selbst die Unmöglichkeit einer Trennung in schlanke und plumpe Arten fest. Sogar innerhalb einer einzigen Population ist die Körperform variabel; so finden sich auch alle Übergänge zwischen stark gewinkelten Rückenlinien an der Grenze Abd. III/IV und fast völlig gerundeten. Ihr Habitus stimmt ganz überein z. B. mit dem vom *Proisotoma (Ballistura) pusilla* Sch. Auch lässt sich zwischen obengenannten 5+5-äugigen Arten und den 2+2- oder 1+1-äugigen kein Unterschied von Gattungswert finden (*F. stachi* Folsom 1937, *americanus* Denis 1931, *parvus* Folsom 1937, *parvulus* Stach 1922, *exiguus* Folsom 1932).

Mit einer Ausnahme gehen alle beschriebenen (und oben erwähnten) *Folsomides*-Arten ohne weiteres in das Subgenus *Ballistura* CB. ein. Die Ausnahme macht

5. **Proisotoma (Isotomina) ågreni** Börner 1903.

pro *Proisotoma decemoculata* Folsom 1937 nec Stscherbakow 1899 (syn. nov.)

mit 1+1 ventralen Manubrial-Borsten und geringelten Dentes. Die Synonymie von *Folsomides decemoculatus* Mills 1935 mit *Proisotoma angularis* Axelson 1905 hat schon Kseneman 1938, p. 14, angegeben.

6. **Proisotoma (Ballistura) pusilla** Schäffer 1900.

Syn.: *Isotoma pusilla* Schäffer 1900, p. 254, fig. 13—15.

(Fig. 4.)

Die Art wurde von Schäffer in Württemberg in drei Exemplaren gefunden; niemand hat sie wieder erwähnt. Die zahlreichen Tiere meiner Sammlung, die ich dieser Art zuschreibe, weichen einzig in der Ommenzahl (8+8 statt 7+7) von der Diagnose Schäffer's ab, stimmen aber in so zahlreichen typischen Details damit überein, dass eine Identification wohl ausser Zweifel steht. Da Schäffer's Beobachtung nicht wiederholt wurde, ist ein Irrtum seinerseits wohl möglich, der bei der Schwierigkeit der Beobachtung verzeihlich ist (vergl. *P. subminuta* Denis 1931, mit 7+7 Ommen und Spur eines achten !).

D i a g n o s e nach SCHÄFFER in präsizierter Form: Antenne : Kopfdiagonale = 23 : 25. Ant. I: II: III: IV = 4: 5: 5: 8. Ommen 8+8 auf schwarzem Fleck, die 2+2 innern Proximalommen kleiner als die übrigen. Postantennalorgane elliptisch, zwei Ommen lang. Klaue zahnlos. Empodialanhang sehr schmal, kürzer als halbe Klaue, am ersten Beinpaar fast haarförmig. Tibiotarsus I, II, III mit 1, 2, 2 Keulenhaaren, welche etwas länger als die Klaue sind. Abd. III : IV : Furca = 10 : 14 : 16. Furca reicht bis zum Hinterrand von Abd. II. Mucro : Dens : Manubrium = 11 : 28 : 42.

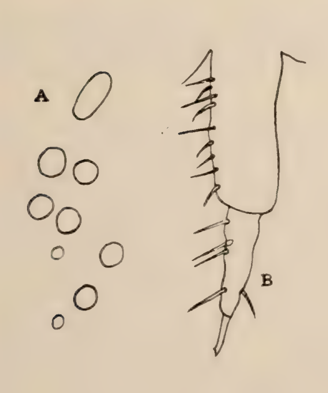


FIG. 4. — *Proisotoma pusilla.*

A. Ommen und Postantennalorgan der rechten Seite, 620/1.

B. Furca seitlich, 350/1.

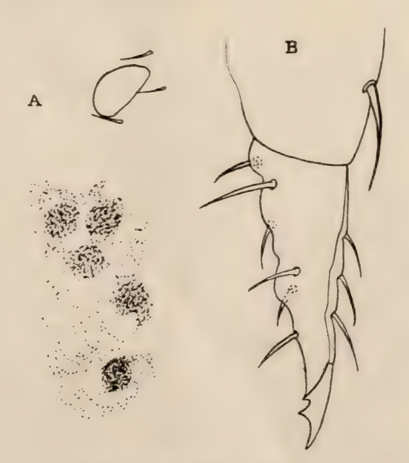


FIG. 5. — *Proisotoma minima.*

A. Ommenfeld und Postantennalorgan, 1050/1;

B. Distales Ende des Manubriums, Dens und Mucro, 1050/1.

Dens gerade, nach dem distalen Ende wenig, aber deutlich verschmälert. Mucro schmal, mit einem sehr kleinen Antapicalzahn. Behaarung sehr kurz und gleichmässig spärlich. Farbe blauschwarz, von kleinen weisslichen Flecken unterbrochen, Segmentgrenzen weisslich. Länge 0,7 mm.

E r g ä n z u n g e n : Abd. V und VI getrennt. Manubrium ventral kahl. Dentes dorsal glatt (Subg. *Ballistura*), mit vier Borsten, ventral mit einer subapicalen Borste. Retinaculum mit 3+3 Kerbzähnen und einer Borste am Corpus. Ant. IV ohne Endkolben, mit feinen Riechhaaren.

7. **Proisotoma (Proisotoma) minima** Absolon 1900.

(Fig. 5.)

Diagnosen: *Isotoma minima* Absolon, 1900, p. 29, fig. 19-20; 1901*a*, p. 23, fig. 3-4; 1901*b*, p. 18, T. II, fig. 8-16. Axelson 1905*a*, p. 30, fig. 9-12. — *Proisotoma*, Linnaniemi 1912, p. 132, T. X, fig. 14-17.

Syn. nov.: *Isotoma mirabilis* Börner 1901, p. 44, fig. 19-22, T. 1, fig. 2. *Proisotoma americana* Mills 1934, p. 51, fig. 89-91.

Begründung der neuen Synonyme an Hand einer Beschreibung derjenigen Merkmale, welche die Autoren veranlasst haben, neue Arten aufzustellen:

Körperhaare kurz (Absolon 1901*a*: „ganz kurz"; Mills: „not especially short"), Rückenborsten auf Abd. II : Abd. II = 1 : 5. Postantennal-Organ 2—3 Ommen lang; nach Abbildungen Absolons ca. 3½, durch Fig. 13*b* in 1901*b* die Variabilität andeutend; nach Linnaniemis Zeichnung 4½; bei Börner „annähernd" 3; bei Mills „about twice". „Ant. IV mit mehreren langen, leicht gebogenen, plump endenden Riechhaaren (?), die von dem gewöhnlichen Spitzborstentypus relativ wenig abweichen" (Linnaniemi); „slender olfactory hairs" nach Mills. Dens normal mit 6 dorsalen Borsten, die asymmetrisch verteilt sind: 3 abstehende befinden sich auf bezw. aussenseitlich der Mediane (Mills zählt nur diese, fig. 91) und 3 mehr oder weniger anliegend gekrümmte innenseitlich; Jungtiere mit weniger Borsten (Linnaniemi bildet 5, Börner 6 dorsale ab). Ant. II : III = 12 : 15 (Absolon 5 : 4, Mills 16 : 17, Börner „II gleich oder kleiner als III", Axelson in Fig. 9 ca. 1 : 1). Dentes dorsal schwach geringelt (nach Börner ungeringelt; er zeichnet aber in Fig. 21 selbst die Ringelung!). Ommen 5+5, jedes einzelne stark pigmentiert, jederseits die Fünfergruppe auf schwächer pigmentiertem Ommenfeld (die Autoren sprechen sich darüber meist nicht genau genug aus); die drei vordern stehen in rechtwinkligem Dreieck (so auch Mills und Börner; stumpfwinkliges Dreieck bei Absolon und Linnaniemi).

Die vermeintlichen Artunterschiede erweisen sich also teils als Missverständnisse, teils betreffen sie variable Merkmale.

8. Genus **Isotomiella** Bagnall 1939 *b*.

Gattungstypus: *I. minor* Schäffer 1896.

Die Gattung *Isotoma* ist die artenreichste ihrer Familie; von ihr sind etwas über 100 Arten beschrieben (*Proisotoma* incl. *Folsomides* ca. 95 Arten). Man wird deshalb unwillkürlich nach einer Übersicht durch Schaffung von Artengruppen streben. Als erste natürliche Gruppe fielen die vier corticolen Arten mit Keulenhaaren am Tibiotarsus auf, die Börner 1906 in das Subgenus *Vertagopus* verwies. Sie als besondere Gattung herauszustellen (wie Kseneman, Agrell, Börner 1932) scheint mir in Übereinstimmung mit den meisten Autoren weder nötig noch genügend begründbar. 1924 trennte Handschin *I. sensibilis* hauptsächlich auf Grund der Verschmelzung von Abd. V+VI von *Vertagopus* ab und stellte sie in die neue Untergattung *Pseudisotoma*. Billigerweise müsste nun von der grossen Masse der noch verbleibenden Arten von *Isotoma* s. str. auch *I. minor* getrennt werden, da sie im Gegensatz zu allen andern verschmolzenes Abd. V+VI zeigt. Diesen Schritt tat Bagnall 1939*b* mit der Aufstellung der neuen Gattung *Isotomiella*. Berücksichtigt man ferner als weitere Besonderheiten dieser neuen Gruppe das Fehlen von Ommen und Postantennalorgan, das Vorhandensein von dicken Riechkolben an Ant. IV, die Prägnanz der Ventralbeborstung des Manubriums und die Ökologie, so mag die neue Gattung hinreichend fundiert erscheinen, um so mehr, als sie nicht monotyp ist:

a) *Isotomiella minor* Schäffer 1896.

(Fig. 6.)

Diagnosen: Börner 1901, p. 53, fig. 24*a*, T. 1, fig. 3; Folsom 1932, p. 63, fig. 67-71; Folsom 1937, p. 94, fig. 346-352; Bagnall 1939*b*, p. 96.

Syn. nov.: *Isotomiella distinguenda* Bagnall 1939*b*, p. 96.

Von dieser Art existierte bis vor drei Jahren als einzige Literaturangabe über die ventrale Manubrialbeborstung der Satz von Folsom 1932: „Manubrium with... four to ten ventral subapical setæ". Bagnall gibt als erster eine genauere Beschreibung davon

durch die Formel: „two series of 1+2(3)+2". In meinen zahlreichen Erdproben konnte ich folgende Entwicklungsstadien der Beborstung finden, die sich meist in derselben Probe nebeneinander zeigen:

Stadium	Körperlänge in mm ca.	Formel der Ventralborsten am Manubrium		
I	0,35			0+0
II	0,4			1+1
III	0,5	1+1,		2+2
IV	0,6	1+1,	1+1,	2+2
V	0,7—1,0	1+1,	2+2,	2+2

Das Stadium IV entspricht der Beschreibung von *I. distinguenda* Bagn.: Grösse, Manubrial-Borsten, Dentes und Mucro stimmen überein; Ant. IV ist bei Jugendstadien relativ kürzer als bei erwachsenen (Länge : Breite = 2—3 : 1), ebenso die Körperbehaarung; die langen Körperhaare erscheinen in der Seitenansicht einseitig bewimpert (siehe Tafelfig. 3 Börners), weil die zwei Reihen von Wimpern beide nach vorne weisen (Fig. 352 bei Folsom 1937).

b) *Isotomiella* **paraminor** n. sp.

(Fig. 7.)

Schon vor der Kenntnis der Bagnall'schen Arbeiten war mir aufgefallen, dass Isotomiellen verschiedener Herkunft einen andern Typ der Manubrialbeborstung aufweisen, der ebenfalls in mehreren Jugendstadien verfolgt wurde:

Stadium	Körperlänge in mm ca.	Formel der Ventralborsten am Manubrium				
I	0,35					0+0
II	0,4					1+1
III	0,5	1,	1+1,	1+1,		2+2
IV	0,6	1,	1+1,	1,1+1,	1+1,	2+2
V	0,7	1,1,	1+1,	1,1+1,	2+2,	2+2
VI	0,8	1,1,	1+1,	1,1+1,	3+3,	2+2
VII	0,9—1,0	1,1,	1+1,	1,1+1,1,	3+3,	2+2

Die Nummerierung der Stadien entspricht, was die Ausgestaltung der distalen Borstengruppe betrifft, derjenigen bei *Isotoma minor*. Hingegen lassen sich die beiden Formen schon vom dritten

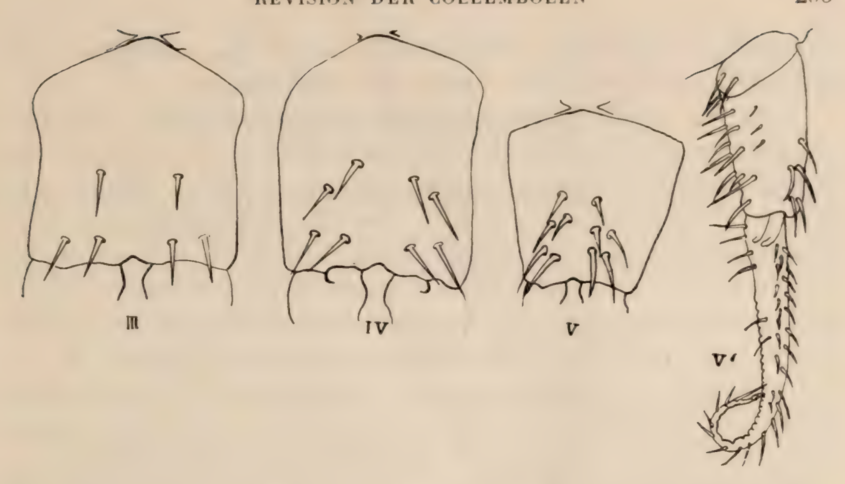


Fig. 6. — *Isotomiella minor.*

III. Manubrium ventral, Stadium III; IV. ditto, Stadium IV; V. ditto, Stadium V; V′. Furca adult, seitlich, 310/1.

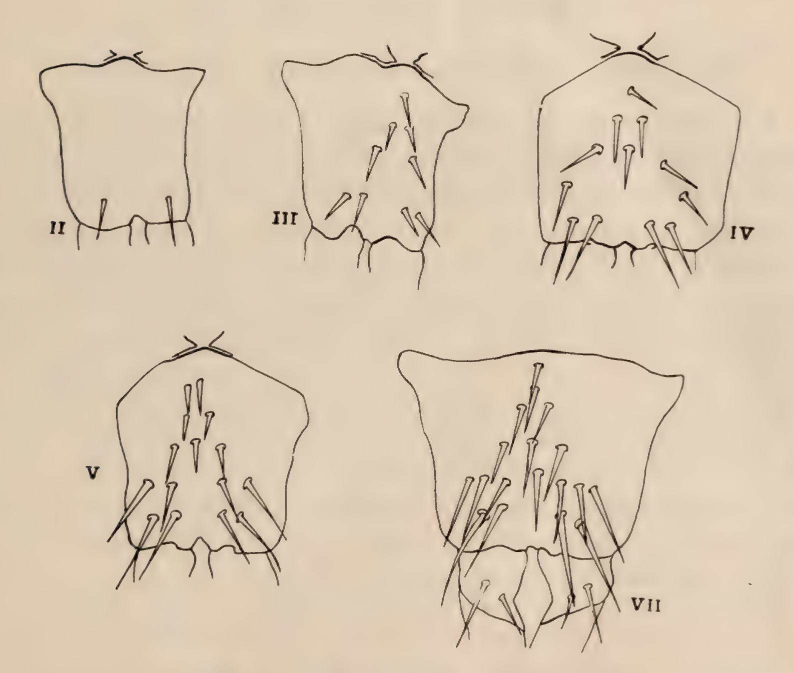


Fig. 7. — *Isotomiella paraminor.*

II. Manubrium ventral, Stadium II; III. ditto, Stadium III; IV. ditto, Stadium IV; V. ditto, Stadium V; VII. ditto, Stadium VII (adult), 350/1.

Stadium an eindeutig unterscheiden durch das Auftreten von Borsten in der proximalen Hälfte des Manubriums.

Tiere mit dieser Beborstung fand ich ausschliesslich (und hier ganz gemein) in der Erde dichter Laubwälder um Basel bis in den Hochjura; nur sehr selten kommen sie zusammen mit *I. minor* vor, z. B. in jungen Aufforstungen. In der Wiesengrasnarbe lebt ausschliesslich *I. minor*. Diese Beobachtung stützt die Annahme, dass es sich hier um zwei gute, nahe verwandte Arten handelt, obwohl es mir nicht gelungen ist, weitere Unterscheidungsmerkmale zu finden. Ich muss mich deshalb beschränken auf folgende

Diagnose: Stimmt in allem überein mit der Beschreibung Folsoms und Börners für *Isotoma minor* Sch., aber mit den oben angegebenen Unterschieden der ventralen Manubrialbeborstung.

Zu dieser Gattung gehören ferner zwei ungenügend bekannte, kritische Arten: *c*) *Isotomiella finitima* Stscherbakow 1899 mit Pigment und *d*) *I. muscorum* Schäffer 1900 mit zwei Mucrozähnen.

9. **Isotomurus palustris** Müller 1776.

Syn. emend.: *Isotomurus maculatus* Schäffer 1896, Kos 1937.

Kos 1937, p. 185, fig. 11—12, trennt *I. maculatus* Schäffer 1896, Börner 1903 von *palustris* Müller 1776, Börner 1903 als eigene Art ab auf Grund der von ihm beobachteten Koinzidenz der Merkmale: Anwesenheit bezw. Fehlen des Innenzahnes am Empodialanhang und der gefiederten Abdominalhaare; beide von ihm untersuchten Formen stammten von denselben Fundorten. Ich kann diese Auffassung nicht teilen, da ich häufig Übergangsformen neben beiden Varietäten in derselben Probe fand: die Form des Empodialanhanges ist variabel (so auch Bonet 1931, Linnaniemi 1912); die Fiederung der grössten Abdominalhaare zumindest immer angedeutet (so auch Börner 1901, p. 47). Übergangsformen mit zahnlosem Empodialanhang aber gefiederten Abdominalhaaren sind überdies schon beschrieben worden (z. B. von Womersley 1934, p. 94, und Denis 1933, p. 242).

ZITIERTE LITERATUR.

1900. Absolon, K. *Studie o jeskynnich supinuskach.* Otsk Vestn. Klubu priridov. Prostej.

1901*a*. —— *Zwei neue Collembolenformen aus den Höhlen des mährischen Karstes.* Zool. Anz. 24, p. 32.

1901*b*. —— *Supinusky Moravske (Apterygogenea Moraviae).* Casopis zemeskeho musea moravskeho Brno 2, p. 1.

1901*c*. —— *Über Uzelia setifera, eine neue Collembolengattung aus den Höhlen des mährischen Karstes, nebst einer Übersicht der Anurophorus-Arten.* Zool. Anz. 24, p. 209.

1939. Agrell, I. *Ein Artproblem in der Collembolengattung Folsomia.* Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förhandl. 9, No. 13.

1905. Axelson, W. M. *Einige neue Collembolen aus Finnland.* Zool· Anz. 28, p. 788.

1905*a*. —— *Zur Kenntnis der Apterygotenfauna von Tvärminne.* Festschrift Palmén No. 15.

1939*a*. Bagnall, R. S. *Notes on British Collembola.* Ent. Mo. Mag. 75, p. 21, 56.

1939*b*. —— *Notes on British Collembola.* Ent. Mo. Mag. 75, p. 91.

1931. Bonet, F. *Estudios sobre Colembolos cavernicolas con especial referencia a los de la fauna española.* Mem. Soc. Españ. Hist. Nat. 14, Mem. 4.

1901. Börner, C. *Zur Kenntnis der Apterygoten-Fauna von Bremen und der Nachbardistrikte.* Abh. Nat. Wiss. Ver. Bremen 17.

1903. —— *Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen.* SB. Ges. Natf. Freunde, Berlin, p. 129.

1906. —— *Das System der Collembolen, nebst Beschreibungen neuer Collembolen des Hamburger Naturhistorischen Museums.* Mitt. Nat. Hist. Mus. Hamburg 23, p. 145.

1932. —— *Apterygota*, in Brohmer, P., *Fauna von Deutschland*, 3. Aufl.

1931. Denis, J. R. *Contributo alla conoscenza del „Microgenton" di Costa Rica.* II. *Collemboles de Costa-Rica avec une contribution aux espèces de l'ordre.* Boll. Lab. zool. agr. Portici 25, p. 69.

1933. —— *Collemboles de Costa-Rica avec une contribution aux espèces de l'ordre* (2me note). Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici 27, p. 222.

1932. Folsom, J. W. *Hawaiian Collembola.* Proc. Hawaiian Ent. Soc. 8, p. 51.

1937. —— *Nearctic Collembola or Springtails of the family Isotomidae.* Smithsonian Inst. Bull. U.S. Nat. Mus. No. 168.

1941. Frenzel, G. *Eine neue Collembolenart, Proisotoma marchica nov. spec.* Märkische Tierwelt 4, p. 321.

1924. Handschin, E. *Die Collembolenfauna des schweizerischen Nationalparkes.* Denkschr. schweiz. Natf. Ges. 60, Abh. 3.

1937. Kos, Fr. *Über die polymorphe Aufspaltung der Isotomurini.* Prirod. Razp. 3, p. 167.

1936. Kseneman M. *Diagnosen neuer Collembolenarten aus Mitteleuropa.* Ann. Tschech. Akad. Landw. 11, p. 101.

1938. —— *Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen der Apterygoten zu den Eigenschaften ihrer Standorte mit besonderer Berücksichtigung der Waldböden.* Bull. Inst. Nat. Agron. Brno Sign. D. 26.

1912. Linnaniemi, W. M. *Die Apterygotenfauna Finnlands.* Acta Soc. Sci. Fennicae 34, No. 7.

1934. Mills, H. B. *A Monograph of the Collembola of Iowa.* Iowa State Coll. (Div. Ind. Sc.) No. 3.

1935. —— *New Collembola from Western North America.* Bull. Brooklyn Entom. Soc. 30, p. 133.

1896. Schaeffer, C. *Die Collembolen der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete.* Jahrb. Hamb. Wiss. Anstalten 13, p. 149.

1900. —— *Über württembergische Collembola.* Jahrhefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg 56, p. 245.

1922. Stach, J. *Apterygoten aus dem nordwestlichen Ungarn.* Ann. Mus. Nat. Hungarici 19, p. 1.

1899. Stscherbakow, A. *Vier neue Collembolenformen aus dem südwestlichen Russland.* Zool. Anz. 22, p. 79.

1925. Womersley, H. *New British Collembola, including a genus and species new to science.* Ent. Mo. Mag. 61, p. 251.

1934. —— *A preliminary account of the Collembola Arthropleona of Australia. Part II: Superfamily Entomobryoidea.* Trans. Roy. Soc. South Australia 58, p. 86.

Tome 49, nº 21. — Septembre 1942.

Beitrag zur Stammesgeschichte der Ratiten

Vergleich zwischen Emu-Embryo und entsprechendem Carinatenstadium

von

Hardy LUTZ
(Zürich)

(Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Mit den Tafeln 2 und 3 und 18 Textfiguren.

INHALTSVERZEICHNIS.

I. EINLEITUNG.

Morphologie und Anatomie der adulten Vögel sind gut erforscht. Auf Grund dieser Kenntnisse unterscheidet man allgemein zwischen *Carinaten* und *Ratiten*, wobei aber ihre gegenseitige Stellung auch heute noch nicht endgültig abgeklärt ist. Immerhin wurde vor allem durch die Untersuchungen von Fuerbringer (1888), Gadow (1891) und T. J. Parker (1891) die Ansicht, dass die Ratiten von flugfähigen Vögeln abstammen, gut begründet. Darnach wären diese Vorfahren der straussartigen Vögel in verschiedenen Merkmalen ursprünglicher gewesen als die rezenten Carinaten und wurden deshalb als Protocarinaten bezeichnet. Aus diesem Grunde müssten die Ratiten neben gemeinschaftlichen Merkmalen mit den Carinaten und solchen regressiver und progressiver Natur wahrscheinlich auch Eigenschaften besitzen, die als primitiv zu bewerten sind. Demgegenüber versuchten einzelne Autoren, z. B. Lindsay (1885), Wray (1887) und zuletzt noch Lowe (1928), immer wieder den Nachweis zu erbringen, dass sich die Ratiten, getrennt von den Carinaten, schon vom gemein-

samen reptilienartigen Vogelvorfahren, der Proavis, abgezweigt hätten, bevor diese die Flugfähigkeit erlangte. Um diese Streitfrage endgültig zu entscheiden, wären allerdings in erster Linie eindeutige paläontologische Beweise notwendig. So lange diese fehlen, kann aber neben der vergleichenden Anatomie auch ein Vergleich der Embryologie der Carinaten mit jener der Ratiten wertvolle Hinweise bringen. Nun ist wohl die Embryonalentwicklung der ersteren sehr gut untersucht, die der letzteren dagegen nur ganz mangelhaft bekannt. Einzig von *Apteryx* durch T. J. Parker (1891) und von *Struthio* durch Nassonow (1894-1896) liegen darüber zusammenhängendere Angaben vor. Diese sprechen in der Tat für die Ableitung der Ratiten von Protocarinaten. Daneben existieren noch einige Angaben über einzelne Embryonalstufen und Organanlagen, vor allem bei *Struthio*, während die übrigen rezenten Ratiten, *Rhea*, *Casuarius* und *Dromiceius*, bis heute nur lückenhaft oder gar nicht untersucht wurden. Dies ist umso bedauerlicher, als auch über die gegenseitige Verwandtschaft und systematische Stellung der verschiedenen Vertreter der Ratiten noch keine einheitliche Auffassung besteht (Lowe, 1928; Stresemann, 1927-1934; Miranda-Ribeiro, 1935). Anderseits ist das Fehlen von solchen Untersuchungen bei der Schwierigkeit der Beschaffung des notwendigen embryologischen Materials verständlich. Es muss deshalb jedesmal als ein Glücksfall betrachtet werden, wenn Embryonalstadien dieser Ratiten erhältlich sind und damit zur Abklärung der erwähnten Probleme beitragen können.

Herr Prof. Dr. Steiner stellte mir nun zwei Embryonalstadien von *Dromiceius novaehollandiae* zur Verfügung. In einer Publikation (Steiner, 1936) hatte er bereits über ihre äussere Gestaltung berichtet. Mir kam nun die Aufgabe zu, diese Embryonen auch morphologisch eingehender zu untersuchen und die sich daraus ergebenden Befunde mit denjenigen von entsprechenden Stadien carinater Vögel zu vergleichen. Die Durchführung dieses Vergleiches sollte sich nicht nur auf die gewohnten mikroskopischen Untersuchungsmethoden beschränken. Vielmehr erstrebte ich durch ein neuartiges Verfahren die Rekonstruktion je eines Embryos von *Dromiceius* und des entsprechenden eines Carinaten, um einen möglichst plastischen Eindruck von der Gestaltung eines ratiten und eines carinaten Vogels auf einer bestimmten ontogenetischen Entwicklungsstufe zu gewinnen.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. H. Steiner für die Anregung zu diesen Untersuchungen, für die Überlassung des wertvollen Materials, besonders der Emu-Keimlinge, und vor allem für die stete, mannigfache Unterstützung herzlichst danken. Zu grossem Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. Dr. J. Strohl, Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Zürich, der mir die Durchführung meiner Arbeit ermöglichte, indem er mir alle Hilfsmittel seines Institutes bereitwilligst zur Verfügung stellte. Ebenfalls herzlichen Dank schulde ich dem Direktor des Zoologischen Museums der Universität Zürich, Herrn Prof. Dr. B. Peyer, für das Interesse, welches er meinen Rekonstruktionsmodellen, die in der Museumssammlung Aufstellung finden werden, entgegenbrachte. Ferner danke ich verbindlichst Herrn Dr. W. Knopfli, Assistent am Zoologischen Institut der Universität Zürich, für zahlreiche vom ihm gesammelte Carinatenembryonen, die mir zur Verfügung standen.

II. MATERIAL UND TECHNIK.

Die zwei Embryonen von *Dromiceius novaehollandiae* (Benennung nach Mathews und Iredale, 1921) wurden 1936 durch künstliche Bebrütung erhalten (Steiner, 1936). Beide Eier stammten von einem Brutpaar des zoologischen Gartens in Zürich. Der eine Keimling, dessen Alter genau 15 Tage betragen hatte, konnte tadellos fixiert werden (Taf. 2, Fig. 1 und 2), weshalb ich an ihm meine Hauptuntersuchungen durchführte und ihn zur Rekonstruktion wählte. Der andere dagegen war bei der Eröffnung des Eies am 30. Bruttage bereits abgestorben und schon etwas mazeriert, nachdem er wahrscheinlich ein Alter von etwa 20 Tagen erreicht hatte (Taf. 2, Fig. 4, und Taf. 3, Fig. 7). Trotzdem konnte er noch ordentlich fixiert und für gewisse Untersuchungen recht wohl gebraucht werden.

Um nun von Carinaten zu Vergleichszwecken entsprechende Entwicklungsstadien zu erhalten, legte ich je eine Serie von 24 Eiern der Hausente, *Anas boscas* var. *domestica*, und des Haushuhns, *Gallus bankiva* var. *domesticus*, in den Brutofen und entnahm ihnen dann nach genau 5 Tagen in einem Intervall von je 12 Stunden jeweilen 2 Eier von jeder Art. Es erwies sich in der Folge, dass bei *Gallus* ein 7-tägiger Embryo und bei *Anas* ein solcher von 8½ Tagen (Taf. 2, Fig. 3) dem jüngeren Keimling des Emu ziemlich genau entsprachen, während ein Hühnerembryo von 7½ Tagen und ein Entenembryo von 9½ Tagen die Entwicklungsstufe des ältern erreicht hatten. Zur Be-

brütung sämtlicher Eier diente ein Sartorius-Brutapparat mit Gasheizung, dessen Temperatur auf ca. 38° C gehalten wurde.

Die Fixation aller Embryonen erfolgte in Bouin'scher Flüssigkeit. In wässerigem Hämalaun wurden sie total gefärbt und nachher in gewohnter Weise in Alkohol entwässert und über Xylol in Paraffin, dem etwas Bienenwachs beigefügt war, eingebettet. Um für die Rekonstruktion lückenlose Serien zu erhalten, zerlegte ich sie in Sagittalschnitte von 25 μ Dicke, wobei tadellose Bänder erhalten wurden. Einzig beim ältern Embryo des Emu, bei dem wegen seiner Grösse Kopf, Rumpf, Flügel und Beine getrennt eingebettet worden waren, verursachte das Schneiden grosse Schwierigkeiten. Das mazerierte Gewebe war ausserordentlich brüchig. Immerhin gelang es, von den Flügeln und Beinen vollständige Serien herzustellen. Kopf und Rumpf dagegen zerbröckelten beim Schneiden.

Wie anfängliche Versuche zeigten, verhinderte das Aufkleben der Schnitte mit Eiweissglyzerin nicht, dass sich bei der nachherigen Färbung stets einige Schnitte von den Objektträgern loslösten und davonschwammen. Da ich für die Rekonstruktion aber auf unbedingt lückenlose Serien angewiesen war, genügte diese Methode nicht. Dagegen war das Aufkleben mit Agarlösung absolut zuverlässig und auch relativ einfach. Es wurden 0,4 Gewichtsteile Agar in 100 Teilen destilliertem Wasser zum Quellen gebracht, gekocht und heiss filtriert. Die Lösung wurde in einer Glasschale abgekühlt und bei einer Temperatur von 40—44° C gehalten. Dann legte ich von einem Schnittband ein Stück von entsprechender Länge sorgfältig auf diese Flüssigkeit. Die Paraffinschnitte glätteten sich bei dieser Temperatur rasch und gleichmässig und konnten mühelos auf einem saubern Objektträger aufgefangen und ausgerichtet werden. Anschliessend wurden sie an einem staubfreien Ort mindestens drei Tage lang zum Trocknen ausgelegt, kamen zur Entfernung des Paraffins in Xylol und wurden in Alkohol hinabgeführt. In 70% alkoholischem Eosin erfolgte die zweite Färbung, wonach sie wieder hinaufgeführt und schliesslich in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Bei dieser Methode löste sich kein einziger Schnitt vom Objektträger los und auch die Doppelfärbung Hämalaun-Eosin gelang ausgezeichnet.

Für die Rekonstruktion kam eine neuartige Methode zur Anwendung, welche Einblick in sämtliche Organsysteme und deren gegenseitige Lagebeziehungen gewährte. Rolshoven gab 1937 eine solche für die Darstellung histologischer Objekte an. Sie eignet sich, wie nun meine eigenen Versuche gezeigt haben, auch für embryologische Zwecke (Fig. 18, S. 390 und Taf. 2, Fig. 5 u. 6). Es handelt sich um die Methode der sog. Glasplattenmodelle. Nach dem von mir angewandten Verfahren werden die Schnitte des darzustellenden Gegenstandes in geeigneter Vergrösserung auf Papier gezeichnet. Die Zeichnungen werden hierauf einheitlich orientiert, dann mit verschiedenfarbigen Tuschen auf rechteckige, gleich grosse, möglichst dünne und saubere Glasplatten übertragen und diese nachher in richtiger Reihenfolge in die Führungs-

rillen eines Rahmengestells geschoben. Der Abstand zweier aufeinander folgender Zeichnungsebenen und demgemäss auch derjenige benachbarter Rillen ergibt sich aus Schnittdicke mal Vergrösserung, sodass in der Durchsicht ein in allen seinen Proportionen völlig naturgetreues Modell sichtbar wird. Damit dieses im vorliegenden Falle nicht zu gross und deswegen vor allem in Anbetracht der vielen Glasplatten nicht zu schwer würde, kam bloss eine zehnfache Vergrösserung in Frage, welche aber für meine Zwecke völlig genügte, da die Wiedergabe histologischer Einzelheiten nicht beabsichtigt war. Der grösste Längendurchmesser (Mittelhirn—Steiss) stellte sich so bei der Rekonstruktion des Emu-Embryos auf 18,5 cm, seine grösste Höhe (Stirn—Rückenmitte) auf 10,5 cm und seine grösste Breite (linkes Auge—rechtes Auge) auf 9,5 cm. Beim Embryo von *Anas* waren diese Masse nur um 1—2 cm kleiner. Das Format der Glasplatten musste entsprechend grösser gewählt werden, damit sich die Zeichnungen nicht bis an deren Ränder erstreckten. Denn in diesem Falle wäre die Sicht auf die Rekonstruktionszeichnungen, wie Versuche zeigten, beim schrägen Einblick in das Modell durch die Kanten des Gestells gestört worden. Ich liess deshalb die Platten genau rechtwinklig 32 : 25 cm zuschneiden, sodass ein freier Rand (Zeichnung—Glasrand) von ca. 7 cm verblieb. Die dünnsten Platten, die in dieser Grösse erhältlich waren, besassen eine Dicke von 0,7—0,9 mm. Es handelte sich um fehlerfreies Photoglas, das zu Diapositiven Verwendung findet. Das Rahmengestell, das die Platten aus Beleuchtungsgründen in vertikaler Anordnung aufzunehmen hatte, wurde an den vier kürzeren horizontalen Kanten in regelmässigen Abständen von je 2 mm mit Führungsrillen von 1,1 mm Breite versehen. In diese passten die Platten gerade noch ohne Spannung hinein. Bei der zehnfachen Vergrösserung und der Schnittdicke von 25 μ ergab sich beim Abstand von 2 mm zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zeichnungsebenen, dass nur jeder achte Schnitt auf eine Glasplatte gezeichnet werden konnte, was ein Total von 47, resp. 42 Stück Glasplatten ergab. Die Durchsicht durch so viele Glasplatten und damit die Sichtbarkeit des Modells hätte kaum noch mehr solcher Glaszeichnungen zugelassen. Für meine Zwecke genügte die errechnete Anzahl im allgemeinen vollkommen. Einzelne Unzulänglichkeiten konnten noch behoben werden, indem ich auf die Glasplatten Details von Schnitten nahm, die nicht direkt im erwählten Schnitt der Achterreihe zu sehen waren. Jede Platte repräsentierte deshalb, wenn auch in stark vereinfachter Weise, gewissermassen eine Kombination von acht aufeinanderfolgenden Schnitten, also eine Schnittdicke von 0,2 mm, sodass eine lückenlose und trotzdem übersichtliche Rekonstruktion zustande kam. Jeder achte Schnitt wurde, zehnfach vergrössert, mittels eines Photovergrösserungsapparates auf durchsichtiges, glattes Pergamentpapier projiziert und auf diesem mit Farbstiften gezeichnet. Undeutliche Stellen und wichtige Einzelheiten aus andern Schnitten wurden nachher mit Hilfe des Mikroskops ausgearbeitet. Um die grösste dieser Zeichnungen, die ungefähr dem Mediansagittalschnitt entsprach, zeichnete ich als Richtmass das kleinste

Rechteck ein, in das sie eben noch hineinpasste. Es bildete gewissermassen einen Rahmen. Beim Emu betrugen dessen Seitenlängen, der Länge und Höhe des Embryos entsprechend, somit 18,5 : 10,5 cm. Dann legte ich die nächstfolgende Zeichnung auf dieses Ausgangsblatt und brachte sie zur Übereinstimmung, was mit absoluter Genauigkeit geschehen konnte, da die Blätter ja durchscheinend und die Verschiedenheiten der beiden Zeichnungen in Bezug auf die Umrisse und die Lage der innern Organe nur unbedeutend waren. Hierauf wurde das Orientierungsrechteck durchgepaust. Diese Zeichnung diente wieder als Ausgang für die nächste. So wurden sämtliche Blätter mit dem Orientierungsrechteck versehen. Bei der Übertragung dieser Zeichnungen auf die Glasplatten mussten nun die Rechtecke genau in die Mitte der Platten zu liegen kommen. Die Abstände, die die entsprechenden Seiten des Orientierungsrechteckes von denen der Glasplatte haben mussten, liessen sich ja ohne weiteres errechnen. Daraufhin zeichnete ich das Rechteck mit eben diesen Abständen auf ein weisses, undurchsichtiges, festes Papier von genau gleicher Grösse und Form wie die Glasplatten. Zur Übertragung einer Zeichnung auf das Glas legte ich ihr Orientierungsrechteck genau auf dasjenige des undurchsichtigen Papiers und leimte die beiden Bogen leicht zusammen. Die Glasplatte setzte ich so darüber, dass sich ihre Kanten mit denjenigen des undurchsichtigen Papiers deckten, und verfertigte die Glaszeichnung. Darnach trennte ich die beiden Bogen wieder und klebte in gleicher Weise die nächste Zeichnung auf das undurchsichtige Papier. So erreichte ich auf relativ einfache Art die einwandfreie Orientierung sämtlicher Zeichnungen auf den Glasplatten.

Die Glaszeichnungen selbst führte ich mit feinen Federn in farbigen Tuschen (Pelikan von Günther Wagner) aus. Eiweiss- und Lasurfarben besassen nicht genügend Leuchtkraft. Um die Durchsichtigkeit des Modells zu erhöhen, gab ich von allen flächenhaften Organen nur die Konturen an. Jedes Organsystem oder wichtige Organ erhielt eine besondere Farbe, Ektoderm z. B. schwarz, Nervensystem und Retina gelb, Knorpel dunkelblau, Herz und grosse Blutgefässe dunkelrot, Darmkanal und Chorda dorsalis dunkelgrün, Leber braun, etc. Muskeln und Bindegewebe brachte ich nicht zur Darstellung, da diese Organsysteme nicht zur Untersuchung gelangen sollten und als typisches Füllgewebe in ihrer Wiedergabe nur der Durchsicht der Glasplatten und dem räumlichen Eindruck geschadet hätten. Auch so zeigte es sich, dass nicht alle übrigen Organsysteme im gleichen Modell Platz finden konnten ohne der Durchsichtigkeit Abbruch zu tun. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, von jedem der beiden Embryonen je zwei Modelle herzustellen, auf welchen getrennt voneinander je zwei Gruppen verschiedener Organe zur Darstellung gelangten.

Es ist selbstverständlich, dass nur völlig klare Glasplatten genügende Durchsichtigkeit gewährleisten. Zu diesem Zweck in Salzsäure und Alkohol gelegte und nachher gründlich abgetrocknete und gereinigte Platten nahmen jedoch die Tusche nur schlecht an. Es stellte sich heraus,

dass gerade die Fett- oder Detritusschicht, die durch diese Behandlung entfernt wird, die Tusche zum Haften bringt. Die Reinigung der Platten musste deshalb nur mit trockenem Pauspapier solange durchgeführt werden, bis sie klar waren. So wurde diese Schicht nicht völlig entfernt, sondern gleichmässig über die ganze Fläche verteilt. Das Zeichnen auf den so vorbereiteten Platten verursachte nun keine besondere Schwierigkeit mehr.

Die fertigen Glasplatten wurden mit den notwendigen Benennungen versehen und in richtiger Reihenfolge in die Rillen des Rahmengestells geschoben. Sie ergaben in ihrer Gesamtheit die erstrebte plastische Rekonstruktion bei genügender Durchsichtigkeit, die auch eine räumliche Vorstellung über die Lagerung und Gestaltung innerer Organe zuliess. Den günstigsten Einblick in ein solches Modell erhielt ich, wenn ich dieses vor ein senkrecht gespanntes, grosses Blatt aus mittelstarkem, milchweissem Pauspapier stellte, das von hinten her durch elektrisches Licht möglichst hell und gleichmässig erleuchtet wurde. In dieser Anordnung wurden auch die Photographien meiner Rekonstruktionsmodelle aufgenommen (vergl. Fig. 18 und Taf. 2, Fig. 5 u. 6).

Für Vergleichszwecke stand mir ein reichliches embryonales Material entsprechender Stadien von folgenden Arten zur Verfügung: *Meleagris gallopavo*, *Fulica atra*, *Podiceps cristatus*, *Anser anser*, *Cygnus olor*, *Columba livia*, *Syrnium aluco*, *Melopsittacus undulatus*, *Serinus canarius*, *Uroloncha acuticauda* und *Lacerta agilis*.

III. ÄUSSERE KÖRPERFORM.

Über die äussere Gestaltung des jüngern Emu-Keimlings hat Steiner (1936) bereits eine Mitteilung veröffentlicht. Der Vollständigkeit halber sollen diese Ergebnisse zum Teil nochmals aufgeführt und ihnen an Hand der Modelle weitere Einzelheiten beigefügt werden.

Die grösste Länge (Nacken—Steiss) des fixierten Keimlings betrug genau 20 mm. Trotz exakter zehnfacher Vergrösserung weist diese Strecke am Modell aber nur 18,5 cm auf. Diese Abweichung rührt von der nicht zu umgehenden Schrumpfung bei der Überführung des Objektes im steigenden Alkohol und Paraffin her. Da die Schrumpfung aber allseitig erfolgt, sind die gegenseitigen Proportionsverhältnisse dadurch wohl kaum verändert worden.

Die allgemeine Entwicklungshöhe des 15-tägigen Embryos von *Dromiceius* (Taf. 2, Fig. 1, 2 und 5) entspricht, wie schon erwähnt, ungefähr derjenigen eines 7-tägigen Embryos von *Gallus* und eines 8½-tägigen von *Anas* (Taf. 2, Fig. 3 und 6). Auch andere Carinaten durchlaufen entsprechende Stufen der Differenzierung, zeigen hierin also eine ziemliche Einheitlichkeit der äusseren Gestaltung ihrer Embryonen. Miranda-Ribeiro (1935) hält einen 18-tägigen Emu-Embryo besonders in Bezug auf die Gliedmassen für etwas weiter ent-

wickelt als den 7-tägigen Keimling eines Huhnes, was ja mit meinem Befund gut übereinstimmt. Für *Struthio* hingegen gibt Broom (1906) an, dass schon ein 10 bis 11 Tage alter Embryo diese Entwicklungsstufe erreicht habe, während nach Nassonow (1895) ein solcher von 10 Tagen erst einem 6-tägigen Hühnerembryo entspricht. Auf alle Fälle scheinen bei den Ratiten, entsprechend ihrer sehr verschieden langen Brutzeit, grössere Unterschiede zwischen Entwicklungszeit und Differenzierungshöhe zu bestehen. Im allgemeinen schreitet bei ihnen die Entwicklung in der ersten Hälfte der recht langen Brutdauer bis zur Erreichung der typischen Körper- und Organausbildung langsam vor, während in der zweiten Hälfte ein rasches Grössenwachstum einsetzt (Mehnert, 1895; Nassonow, 1894-96). Federpapillen sind beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* nicht einmal in Spuren vorhanden, während bei entsprechenden Carinatenstadien solche eben sichtbar zu werden beginnen. Wie bei diesen weist sein Körper eine leichte, nach rechts konvexe Biegung auf, da auch bei ihm, wie bei allen Sauropsiden, die linke Seite dem Dotter aufliegt.

Der Gesamteindruck ist völlig derjenige eines typischen Vogelembryos, obwohl er deutlich schlanker und gestreckter erscheint als die entsprechenden Embryonen der Carinaten. Von entsprechenden Reptilienkeimlingen unterscheidet er sich jedoch auf den ersten Blick besonders durch die geringere mediale Krümmung der Wirbelsäule, den viel kürzeren und anders geformten Schwanz, gedrungeneren Rumpf und vogelhafte Ausprägung des Kopfes. In der Länge-Vertikalbreite-Proportion des ganzen Körpers (unter Länge verstehe ich die Nacken-Steisslänge, unter Vertikalbreite den grössten vertikalen Querdurchmesser des Rumpfes) kommt diese Verschiedenheit zunächst nicht deutlich zum Ausdruck, was vor allem, wie später gezeigt werden soll, durch die sehr verschiedene Hals- und Rumpf-Längenentwicklung und sogar durch die individuell beträchtlich schwankende Krümmung der Embryonen bedingt wird.

Länge-Vertikalbreite-Proportion verschiedener Vogel- und Reptilien-Embryonen auf einer dem 15-tägigen Emu-Embryo entsprechenden Entwicklungsstufe.

(Grösster Längendurchmesser = 1)

Dromiceius (Modell) .	1 : 0,32	*Podiceps*	1 : 0,37
Anas (Modell)	1 : 0,36	*Cygnus*	1 : 0,45
Gallus (Keibel und Abraham, 1900, Taf. I, Fig. 30)	1 : 0,40	*Columba* (etwas jünger)	1 : 0,44
		Melopsittacus	1 : 0,42
		Serinus	1 : 0,38

Meleagris	1 : 0,36	*Crocodilus* (VOELTZKOW, 1899, Taf. VII, Fig. 50)	1 : 0,31
Vanellus (GROSSER und TANDLER, 1909, Taf. I, Fig. 27)	1 : 0,32	*Lacerta*	1 : 0,33
Fulica	1 : 0,37		

Auch in der relativen Horizontalbreite (grösster horizontaler Durchmesser des Rumpfes verglichen mit der grössten Länge) unterscheidet sich *Dromiceius* auf dieser Stufe nicht von einem Carinatenkeimling. (Dagegen fällt hier der Reptilienembryo durch seine viel beträchtlichere Schlankheit auf!)

Länge-Horizontalbreite-Proportion.

(Grösster Längendurchmesser = 1)

Dromiceius	1 : 0,39	*Podiceps*	1 : 0,40
Anas	1 : 0,32	*Cygnus*	1 : 0,30
Gallus	1 : 0,38	*Columba* (etw. jünger)	1 : 0,36
Meleagris	1 : 0,34	*Melopsittacus*	1 : 0,38
Fulica	1 : 0,35	*Serinus*	1 : 0,33
		Lacerta	1 : 0,28

Deutliche Abweichungen treten aber auf, sobald die einzelnen Körperabschnitte für sich betrachtet werden, da hierbei nämlich die Körperkrümmung keine störende Rolle mehr spielt.

Der Kopf erscheint beim Emu, wie schon MIRANDA-RIBEIRO (1935) an einem 18-tägigen Keimling feststellte, sehr gross und zeigt die typische Vogelform (Taf. 2, Fig. 1 und 2); er ist relativ sehr breit, breiter als bei den meisten Carinatenembryonen.

Kopf: Höhe (Schnabelspitze—Mittelhirnwölbung)— Breite (Auge zu Auge)-Proportion.

(Höhe = 1)

Dromiceius	1 : 0,99	*Podiceps*	1 : 0,85
Anas	1 : 0,87	*Cygnus*	1 : 0,875
Gallus	1 : 1,05	*Columba* (etw. jünger)	1 : 0,88
Meleagris	1 : 1,05	*Melopsittacus*	1 : 0,71
Fulica	1 : 0,90	*Serinus*	1 : 0,81

Die bedeutende relative Breite ist vor allem den stark hervortretenden Augen zuzuschreiben, die sehr gross sind, im Gegensatz zu den Embryonen von *Apteryx* und *Struthio*, die nach KEIBEL

(1906) gerade durch die Kleinheit der Augen auffallen. Doch ist die verschiedene Augengrösse kein tiefergreifendes Unterscheidungsmerkmal, da diese auch bei Carinaten artlich sehr stark wechselt. So erwähnt schon Keibel (1906) für die Embryonen von *Gallus* grosse, für diejenigen von *Anas* relativ kleine Augen. Immerhin sind diese Unterschiede nicht so bedeutend, wie man auf den ersten Blick annehmen möchte.

Grösster Durchmesser des linken Augenbulbus im Verhältnis zur Schädelhöhe als Einheit.

Dromiceius	0,61	*Podiceps*	0,46
Anas	0,49	*Cygnus*	0,44
Gallus	0,57	*Columba*	0,50
Meleagris	0,61	*Melopsittacus*	0,46
Fulica	0,45	*Serinus*	0,42

Auf jeden Fall kann die Augengrösse des Emu-Keimlings kein ursprüngliches Merkmal bedeuten, da sie auch bei den Carinaten ein so unterschiedliches Verhalten aufweist, abgesehen davon, dass sich die Reptilienembryonen, beispielsweise die von *Lacerta* und *Crocodilus*, eher durch kleine Augen auszeichnen.

Dagegen stellt die ausgesprochen ovale Form der Augen offensichtlich ein allgemeines Sauropsidenmerkmal dar. Man könnte sich höchstens fragen, inwiefern bei jenen Arten, bei welchen diese ovale Gestaltung stärker ausgeprägt ist als bei andern, dieses Merkmal als primitiver zu bewerten ist. Hierin besteht jedoch schon bei den Reptilien eine grosse Verschiedenheit, wie aus den nachfolgenden Angaben für *Lacerta* und *Crocodilus* hervorgeht, und auch innerhalb von Keimlingen der Carinaten lassen sich ausgesprochen ovale, aber auch runde Formen beobachten. Selbst die individuelle Schwankung ist sehr beträchtlich. Ohne deshalb aus diesem Merkmal weitergehende Schlüsse ziehen zu wollen, verweise ich auf die folgende Tabelle.

Auge: Kleinster Durchmesser der Cornea im Verhältnis zum grössten als Einheit.

Dromiceius	0,92	*Vanellus*	ca. 0,90
Anas	0,98	*Crocodilus*	ca. 0,75
Gallus	0,87	*Lacerta*	0,85

Unter der ziemlich grossen, runden Pupille hebt sich die noch bedeutend grössere Linse deutlich ab. Die Cornea erscheint völlig glatt und weist noch keine papillenartigen Höcker auf.

Im Gegensatz zu den Embryonen von *Struthio* und *Apteryx*, bei denen nach KEIBEL (1906) die Mittelhirnwölbung nur schwach entwickelt ist, zeigt sie bei *Dromiceius* eine kräftige Ausbildung, die ganz an die Verhältnisse bei den Carinaten erinnert. Auf alle Fälle unterscheidet sie sich eindeutig von der nur schwach ausgeprägten Mittelhirngegend der Reptilienkeimlinge. Die Vorderhirnwölbung ist gleichfalls, wie bei den Carinaten, gut entwickelt. An dem schwachen, kurzen Schnabel ragt der dreieckige, nasenförmige Oberkiefer über den Unterschnabel hervor und gleicht dem des erwachsenen Tieres in keiner Weise. Dicht lateral von seiner Basis befinden sich die kleinen, unauffälligen Nasenöffnungen. Der schlanke Unterkiefer erinnert insofern an die Verhältnisse bei den Reptilien, als er gleichmässig nach aufwärts gekrümmt ist und die Mundspalte bis weit zum hintern Augenrande reicht. Die Ohröffnungen, die in der Verlängerung der Mundspalte, nahe am Ende derselben, hinter dem Augenrande liegen, stellen ziemlich grosse, ungefähr ovale Vertiefungen dar. Ein merkbarer Unterschied gegenüber den entsprechenden Bildungen der Carinaten ist nicht vorhanden. Auf der Rückenseite des Kopfes, nur wenig hinter der Erhebung des Mittelhirnes, fallen die beiden erstmals von STEINER (1936) beschriebenen, kleinen, schmalen, länglichen, zur Mediansagittalebene des Körpers senkrecht stehenden Wülste auf (Taf. 2, Fig. 1 und 2). Es handelt sich um paarige, faltenartige Auswüchse der Haut, die nur von lockerem Bindegewebe ausgefüllt sind. Die Bedeutung dieser Bildungen, die von keinem andern Sauropsiden bekannt sind, bleibt rätselhaft. Möglicherweise handelt es sich um eine Hautfaltenbildung, die dadurch entstanden ist, dass die zwei benachbarten Hautbezirke Hinterkopf und Nackenhalsregion ein verschieden intensives Hautwachstum aufweisen. Insbesondere scheint mir im Hinblick auf die spätere sehr starke Längenentwicklung, welche die Halsregion durchläuft, wahrscheinlich, dass der Halsbezirk derjenige mit dem stärkern Wachstum ist und durch seine auf diesem Stadium beginnende kräftige Ausdehnung jene Wülste aufwirft. Dadurch würde auch verständlich sein, weshalb beim ältern Emu-Embryo, bei welchem die Halsstreckung

schon zum Teil durchgeführt ist, diese Bildungen nicht mehr vorhanden sind.

Der Hals des jüngern Keimlings von *Dromiceius* setzt sich sowohl vom Kopf wie vom Rumpf deutlich ab und erscheint gegenüber demjenigen der Carinatenkeimlinge weder verlängert noch dünner zu sein. Die für den adulten Emu charakteristische Streckung setzt also erst auf einem spätern Stadium ein.

Auf dem Halsrücken, zu beiden Seiten der Wirbelsäule, sind besonders im cranialen Abschnitt die Grenzen der Somiten deutlich wahrnehmbar. Auffällig sind zwei auf der ventralen Seite des untern Halsabschnittes symmetrisch zur Mediansagittalebene gelegene, rundliche, papillenförmige Erhebungen (Taf. 2, Fig. 1). Es handelt sich um Opercularbildungen, wie solche auch bei andern Vogelembryonen an der gleichen Stelle vorkommen. So besitzen z. B. unter den Carinaten *Serinus*, *Gallus*, *Anas* (Taf. 2, Fig. 3) und *Vanellus* auf der ventralen Seite des untern Halsansatzes eine verschieden grosse, aber stets deutliche, jedoch unpaare Opercularfalte. Bei den Ratiten erwähnt T. J. Parker (1891) bei *Apteryx* auf jeder Körperseite ein sehr gut entwickeltes Operculum, das vom Hyoidbogen nach rückwärts reicht, und Nassonow (1895) beschreibt bei *Struthio*-Embryonen ein Paar sehr grosse, seitliche, nach unten und hinten auslaufende Opercula. Seine damalige Ansicht, dass das Operculum eine für die Ratiten charakteristische Bildung sei, die den Carinaten fehle, widerruft er schon im folgenden Jahre (Nassonow, 1896) ausdrücklich. Dagegen stimmen die Opercula von *Apteryx*, *Struthio* und *Dromiceius*, im Gegensatz zu dem der Carinaten, in der deutlich getrennten, paarigen Ausbildung überein. Auch bei den Carinaten geht jedoch die unpaare Opercularfalte aus einer paarigen Bildung durch mediane Verschmelzung hervor. Es hat somit durchaus den Anschein, dass wir das Verhalten der Anlage dieses rudimentären Organes beim Emu, Kiwi und Strauss als primitiver zu bewerten haben. Bei allen Vögeln verschwindet es auf spätern Stadien; so besitzt der ältere Emu-Keimling bereits keine Opercularpapillen mehr.

Als auffälligstes Merkmal erscheint beim Emu-Embryo der eigentliche Rumpf verhältnismässig langgestreckt, ungefähr walzenförmig und, mit Ausnahme des hintersten Abschnittes, der Steissregion, nur wenig gekrümmt. Gegenüber entsprechenden Stadien der Carinaten mit ihrem gedrungenen, fast plumpen

Rumpf fällt diese Schlankheit auf und zeigt nun deutlich eine Annäherung an die Verhältnisse bei Reptilien, worüber die folgende Tabelle orientiert.

Rumpf: Vertikale Breite (Brust—Rückenseite) im Verhältnis zur grössten Länge (unterer Halsansatz—Steiss) als Einheit.

Dromiceius	0,60	*Podiceps*	0,69
Anas	0,72	*Cygnus*	0,71
Gallus	0,72	*Columba* (etwas jünger)	0,83
Meleagris	0,70	*Melopsittacus*	0,69
Vanellus	0,67	*Serinus*	0,71
Fulica	0,71	*Crocodilus*	0,55
		Lacerta	0,50

Die Herzregion tritt kräftig hervor und ist bedeutend voluminöser als bei entsprechenden Carinatenstadien. Sie dominiert über die Bauchgegend, aus welcher sich die Nabelhernie vorwölbt. Dahinter befindet sich, gerade am Anfang des Schwanzes, der kleine, rundliche, von einem ringförmigen Kloakalwulst umgebene Geschlechtshöcker, der bei embryonalen Carinaten und Sauriern in gleicher Weise ausgebildet ist. Von einer Crista sterni ist auf der ganzen Ventralseite der Brust keine Spur zu sehen. Auf dem Rücken kann man zu beiden Seiten der Wirbelsäule von der Ansatzstelle der vordern Extremität bis fast zur Steissgegend die Grenzen der Somiten wie bei den Embryonen der übrigen Sauropsiden erkennen.

Der Rumpf setzt sich ohne deutliche äussere Grenze in den stumpfen, konischen Schwanz fort (Taf. 2, Fig. 5). Im Vergleich zur embryonalen Schwanzanlage der Carinaten (vergl. Taf. 2, Fig. 3) lässt sich hier schon deutlich die beginnende Reduktion desselben beobachten, die ja beim Emu im adulten Zustand so weit fortgeschritten ist wie kaum bei einem andern Vogel.

Hinsichtlich der Extremitäten ist das nach Keibel (1906) für die Ratiten charakteristische frühzeitige Zurückbleiben der Flügelanlage gegenüber der Beinanlage bei *Dromiceius* sehr ausgeprägt, stärker noch als bei *Struthio*. Bei den Carinaten sind dagegen auf den entsprechenden Entwicklungsstadien, abgesehen von verschiedenen, im einzelnen recht interessanten, kleinen Abweichungen, auf die hier jedoch nicht näher eingegangen werden kann, die vordere und hintere Extremität ungefähr gleich lang. Genauere

Messungen an den mir zur Verfügung gestandenen Embryonen ergaben folgendes:

Länge der Flügel- und Beinanlage im Verhältnis zur grössten Länge des Rumpfes als Einheit.

(Die Stadien A entsprechen dem 15-tägigen, die Stadien B dem ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius*.)

	Vorder-Extremität	Hinter-Extremität
Dromiceius, 15-tägig	0,23	0,63
Dromiceius, ca. 20-tägig	0,34	1,00
Struthio, ca. 10-tägig (NASSONOW, 1895)	0,31	0,31
Struthio, 15-tägig (LINDSAY, 1885)	0,40	0,95
Apteryx B (T. J. PARKER, 1891)	0,32	0,91
Anas A	0,52	0,55
Anas B	0,59	0,71
Gallus A	0,44	0,44
Gallus B	0,70	0,94
Meleagris A	0,60	0,90
Meleagris B	0,71	0,92
Vanellus A	0,54	0,62
Vanellus B (GROSSER und TANDLER, 1909, Taf. II, Fig. 31)	0,83	0,90
Fulica A	0,78	0,70
Fulica B	0,82	1,00
Podiceps A	0,59	0,51
Podiceps B	1,10	1,10
Cygnus A	0,41	0,47
Cygnus B	1,15	1,15
Columba, etwas jünger als A	0,58	0,50
Columba B	0,95	0,84
Syrnium B	1,00	1,10
Melopsittacus A	0,56	0,56
Singvogel A (*Serinus*)	0,54	0,54
Singvogel, etwas älter als B (*Uroloncha*)	0,94	1,30
Crocodilus A	0,37	0,46
Crocodilus B (VOELTZKOW, 1899, Taf. VIII, Fig. 60)	0,55	0,55
Lacerta A	0,47	0,50
Lacerta B	0,62	0,66

Die relative Kürze der Flügelanlagen beruht beim 15-tägigen Emu-Embryo allein auf der kümmerlichen Entwicklung derselben, denn die hintere Extremität fällt in ihrer Grössenentwicklung nicht

aus dem Rahmen der bei den Carinaten bestehenden Verhältnisse. Beim 10-tägigen Straussenembryo bleibt sie sogar gegenüber den Carinaten gewaltig im Rückstand. Auf wenig älteren Stadien hat aber die Länge der Beinanlagen bedeutend zugenommen und macht beim ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius* und beim 15-tägigen von *Struthio* bereits die Rumpflänge aus, während sie im allgemeinen nur bei entsprechenden Embryonen langfüssiger Carinaten ungefähr denselben Wert erreicht hat. Auch dieser Unterschied beweist, dass die Ratiten in der Ausbildung der Extremitäten im Hinblick auf ihre terrestrische Lebensweise eine spezifische Entwicklung eingeschlagen haben.

Die Anlage der vordern Extremität weist beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* wie bei allen entsprechenden Sauropsidenstadien im Ellbogen eine deutliche Knickung von ca. 100° auf und verläuft von da an bis zur Spitze wie bei den Carinaten in ventraler, nicht wie bei den Sauriern in mehr oder weniger caudaler Richtung. Auch sonst erweckt sie, abgesehen von der erwähnten geringen Grössenentwicklung, durchaus den Eindruck eines typischen Carinatenflügels (vergl. Taf. 2, Fig. 1). So sind in der ziemlich breiten und schaufelförmigen Handplatte nur drei, nicht wie bei den Reptilien fünf Fingerstrahlen sichtbar, und zudem ist die gesamte Hand mit dem III. und II. Finger bereits in typischer Weise ulnarwärts abduziert. Nach NASSONOW (1895) stimmen auch beim 10-tägigen Straussenkeimling Form und Lage der Flügelanlagen mit denjenigen von Hühnerembryonen überein, und T. J. PARKER (1891) beschreibt bei *Apteryx* ein Stadium mit einer tridactylen Hand, auf das ein solches mit einem charakteristischen Flügel folgt.

Die Beinanlagen verlaufen ähnlich wie bei entsprechenden Carinatenstadien ziemlich gerade ventralwärts, zeigen aber in der Dicke eine kräftigere Ausbildung. Der Oberschenkel grenzt sich gegen den Rumpf noch nicht völlig ab, desgleichen lassen sich noch nicht alle Abschnitte des Beines eindeutig unterscheiden. Die in sagittaler Richtung gestellte Fussplatte ist gross, im Umriss abgerundet dreieckig und deutlich dreistrahlig. In diesem Merkmal stimmt *Dromiceius* mit entsprechenden Entwicklungsstadien terrestrischer Carinaten (*Gallus*, *Vanellus*) überein, während bei andern Vögeln mit typischem Greiffuss auf diesem Stadium noch die deutliche Anlage des Daumens dazukommt. Es tritt somit bei

Dromiceius in der Fussentwicklung schon frühzeitig die Reduktion des I. Fingerstrahles auf.

Übergehend zum ca. 20-tägigen Embryo von *Dromiceius* mit einem grössten Längendurchmesser von 26,0 mm ist allgemein hervorzuheben, dass er bereits deutlich die Entwicklung in der Richtung zum fertigen Typus des Emu eingeschlagen hat und damit gegenüber dem jüngern Keimling einige bedeutende Abweichungen aufweist (vergl. Taf. 2, Fig. 4 und Taf. 3, Fig. 7). Bei ihm treten nun die ersten Anlagen der Federpapillen auf, die sich, worauf Steiner (1936) schon Gewicht legte, in ihrer Grösse und Dichte der Anordnung in keiner Weise von den Verhältnissen bei Carinaten unterscheiden. Da aber beim adulten Emu die Federn ausserordentlich dicht stehen, muss somit gegenüber der ersten embryonalen Anlage eine spätere Vermehrung ihrer Zahl eintreten, „was kaum als ein ursprüngliches Verhalten bewertet werden kann". Dafür spricht auch, dass die Schwanzregion der Ratitenembryonen schon frühzeitig eine merkliche Reduktion aufweist und nicht die bei den Carinatenembryonen an den *Archaeopteryx*-Schwanz erinnernde Ausbildung mit den biserial angeordneten Anlagen der Schwanzfederpapillen durchläuft (Steiner, 1938).

Der Gesamthabitus hat sich wesentlich geändert und dem adulten Zustand genähert. Der Kopf ist relativ kleiner und vor allem ganz bedeutend schmaler geworden, auch wenn von der starken Schrumpfung des vorliegenden Exemplars abgesehen wird. Gleicherweise konstatiert Miranda-Ribeiro (1935) bei seinem 23-tägigen Emu-Keimling ebenfalls einen schmalern Kopf als auf jüngern Stadien. Die Augen sind im Verhältnis zum Kopf klein und viel ovaler geworden. Die Mittelhirnregion tritt kaum mehr hervor und an Stelle der Vorderhirnwölbung ist eine allerdings flache interokulare Einsenkung getreten. Der Schnabel hat an Länge beträchtlich zugenommen und sich der definitiven Form genähert. Der Oberkiefer springt kräftig vor und verbreitert sich ein wenig an der Spitze. Die Mandibulae sind ungefähr in ihrer Mitte ziemlich plötzlich aufwärts gebogen und vorne an der Vereinigungsstelle angeschwollen. Eine Ähnlichkeit mit dem Unterkiefer entsprechender Reptilienstadien besteht nicht mehr. Die Ohröffnungen haben sich schlitzartig verschmälert.

Der Hals hat sich, was aus der nachstehenden Tabelle hervorgeht,

bedeutend gestreckt und ist relativ dünner geworden. Er ist ca. 3 mal so lang wie breit und eher etwas stärker gekrümmt als früher. Eine gleichartige Entwicklung macht sich bei *Struthio* und bei den ausgesprochen langhalsigen Carinatenformen geltend. Somitengrenzen lassen sich nicht mehr erkennen.

Halslänge (oberer—unterer Halsansatz, in Halsmitte gemessen) und kleinste Halsvertikalbreite im Verhältnis zur grössten Länge des Rumpfes als Einheit.

	Länge	Vertikal-breite
Dromiceius, 15-tägig	0,55	0,30
Dromiceius, ca. 20-tägig	0,68	0,21
Struthio, ca. 10-tägig	0,42	ca. 0,31
Struthio, ca. 15-tägig	0,56	0,17
Apteryx B	0,57	0,30
Anas A	0,71	0,31
Anas B	0,60	0,27
Gallus A	0,60	0,30
Gallus B	0,62	0,30
Meleagris A	0,55	0,30
Meleagris B	0,58	0,25
Vanellus A	0,53	0,31
Vanellus B	0,48	0,22
Fulica A	0,67	0,28
Fulica B	0,68	0,23
Podiceps A	0,68	0,23
Podiceps B	0,93	0,20
Cygnus A	0,68	0,31
Cygnus B	0,86	0,18
Columba, etwas jünger als A	0,25	0,25
Columba B	0,42	0,26
Syrnium B	0,39	0,21
Melopsittacus A	0,44	0,22
Singvogel A (*Serinus*)	0,50	0,33
Singvogel, etwas älter als B (*Uroloncha*)	0,27	0,25
Crocodilus A	0,21	0,33
Crocodilus B	0,18	0,37
Lacerta A	0,27	0,39
Lacerta B	0,21	0,46

Beim Rumpf ist die Vertikalbreite-Länge-Proportion fast gleich geblieben. Dagegen ist er seitlich stark zusammengefallen und erscheint deshalb viel schmaler als auf dem jüngern Stadium

(vielleicht ist damit bereits die Ausbildung des schmalen Brustkorbes des adulten Emu, als spezifische Anpassung an das Durchschlüpfen im Dickichte, angebahnt). Die Brust tritt noch immer kräftig hervor. Die Somitengrenzen auf der Rückenseite sind verschwunden. Von einer Crista auf der Ventralseite findet man auch auf diesem Stadium keine Anzeichen, obwohl Miranda-Ribeiro (1935) bei seinem 23-tägigen *Dromiceius*-Embryo einen niedrigen, aber scharfen Kiel erwähnt, der auch auf seiner allerdings nicht sehr guten Abbildung sichtbar sein soll. Der Geschlechtshöcker hat an Grösse zugenommen und wird auf der Kuppe durch einen schwach ausgeprägten sagittalen Einschnitt in zwei Hälften geteilt (vergl. Taf. 3, Fig. 8).

Am Schwanz fällt im Gegensatz zu Carinaten und Reptilien noch stärker als auf dem jüngern Stadium seine konische Form mit dem eigenartig abgerundeten Ende auf (Taf. 3, Fig. 7), als Ausdruck zunehmender Reduktion. Eine Anlage der Bürzeldrüse fehlt; doch konnte Miranda-Ribeiro (1935) eine solche beim 23-tägigen Emu-Keimling feststellen. Nach Fuerbringer (1888) und Gadow (1891) fehlt allen Ratiten die Bürzeldrüse, während Stresemann (1927-1934) eine solche beim erwachsenen *Apteryx* und bei Ratitenembryonen erwähnt. Miranda-Ribeiro (1935) fand sie ebenfalls beim adulten *Apteryx*. Die Untersuchungen von Pycraft (1901) ergaben das Vorkommen dieser Drüse bei *Rhea*-Embryonen und ältern Keimlingen sowie Nestlingen von *Dromiceius* und das völlige Fehlen bei *Struthio* und *Casuarius*. Auf alle Fälle bedeutet dieses unzweifelhafte Auftreten einer, wenn auch nur noch rudimentären Bürzeldrüse bei den Ratiten, und speziell beim Emu, eine weitere auffällige Übereinstimmung mit den flugfähigen Carinaten, wo dieses Organ für die Erhaltung der Funktionstüchtigkeit des Federkleides eine besondere Wichtigkeit besitzt.

Die vordere Extremität erscheint ungemein schmal im Vergleich zu den entsprechenden Stadien der Carinaten. Gegenüber dem 15-tägigen Keimling hat sie sich wohl noch gestreckt, kaum aber verbreitert. Der Ellbogenwinkel beträgt nun etwa 90°. Die Hand ist am Unterarm nach rückwärts abgedreht, stark verschmälert und lässt die Anlage von zwei Fingerstrahlen erkennen, des zweiten und des dritten, wobei der erstere an Länge den andern übertrifft. Bei dem 23-tägigen Stadium findet Miranda-Ribeiro (1935) bereits keinen dritten Finger mehr.

Auch die Anlagen der Beine sind durch die gewaltige Längenzunahme schlanker geworden und erinnern auffällig an die adulten Verhältnisse. Die einzelnen Abschnitte lassen sich auf den ersten Blick erkennen und gegeneinander abgrenzen. Der Oberschenkel hebt sich deutlich vom Rumpf ab und nimmt eine cranioventrale Richtung ein. Er ist ausserordentlich muskulös und massig entwickelt. Im Kniegelenk ist das Bein fast rechtwinklig gebogen, sodass der Unterschenkel nun nach unten und rückwärts verläuft. Besonders im proximalen Abschnitt besitzt er ebenfalls infolge starker Muskelmassen eine gedrungene Form. Der Tarsometatarsus ist merkwürdigerweise noch etwas mehr nach rückwärts gedreht als der Unterschenkel, sehr stark verlängert und relativ dünn. Auch die Fussplatte hat eine entsprechende Drehung erfahren, wodurch nun die Sohlenfläche völlig dorsalwärts schaut. Die drei nach vorn gerichteten Zehenstrahlen sind ganz frei und gut ausgebildet, am stärksten der mittlere, während von der Anlage eines Daumens keine Spur zu sehen ist. Die am besten entwickelte dritte Zehe besitzt an ihrer Spitze bereits eine Andeutung der Kralle. Damit ist im wesentlichen die typische Ausbildung des dreizehigen Lauffusses des Emu bereits vorgezeichnet.

IV. SKELETTSYSTEM.

A. Allgemeines.

Sowohl beim 15-tägigen Embryo von *Dromiceius* wie beim entsprechenden von *Anas* ist die Chorda dorsalis noch in ihrer ganzen ursprünglichen Länge entwickelt, d. h. sie erstreckt sich vom Infundibulum bis zum Schwanzende. Sie ist überall gleichmässig vakuolisiert. Infolge der von vorn nach hinten fortschreitenden, zunehmenden Verknorpelung der Wirbelsäule wird sie immer mehr eingeengt, weshalb ihre Dicke, die beim Emu verglichen mit der Ente nur wenig grösser erscheint, nach hinten allmählich etwas zunimmt. Bereits treten an ihrer vordern Hälfte die ersten Anzeichen der beginnenden intervertebralen Einschnürungen auf.

Das eigentliche Skelettsystem befindet sich grösstenteils im Knorpelstadium. Aus Vorknorpel bestehen vor allem noch umfangreiche Teile des Primordialcraniums, der Rippen, sowie der

peripheren Abschnitte des Extremitätenskelettes. Verknöcherungen finden sich noch nirgends. Von den Deckknochen lassen sich nicht einmal Spuren ihrer bindegewebigen Anlagen feststellen. Unterschiede ganz allgemeiner Art in der Verknorpelung zwischen Emu und Ente sind nicht vorhanden.

Da sich für Vergleichszwecke nur relative Längenmasse eignen, wurde im folgenden als Masseinheit die schon von Fürbringer (1888) als am günstigsten betrachtete und von ihm verwendete mittlere Länge eines Dorsalwirbels genommen. Sie ergibt sich aus der Summe der Längen der einzelnen Dorsalwirbel (Costalwirbel) dividiert durch deren Anzahl. Am Modell misst auf diese Weise die Einheit beim Emu 4,4 mm, bei der Ente 4,0 mm. Die Lage und Anzahl der Dorsalwirbel wurden durch Abzählen vom Atlas her bestimmt. Sollten sich die Regionen bei den beiden Embryonen trotzdem nicht völlig entsprechen (es könnte sich um eine Verschiebung von höchstens 1—2 Wirbeln handeln), so würden dadurch die Messresultate nicht wesentlich beeinflusst, da alle Wirbel in der betreffenden Region praktisch die gleiche Länge besitzen.

B. Kopfskelett.

Die Chorda dorsalis, die beim Embryo des Emu (Fig. 1) sehr deutlich viel weniger gekrümmt erscheint als bei demjenigen der Ente (Fig. 2), ist noch völlig erhalten, zeigt aber auch im hintern Teile keinerlei Anzeichen von metameren Verdickungen, wie solche auf jüngern Stadien auftreten und den intravertebralen Erweiterungen im Bereiche der Wirbelsäule entsprechen sollen. Ihr vorderstes Ende krümmt sich hakenförmig ventralwärts, was für alle Embryonen mit einer starken Mittelhirnbeuge charakteristisch ist (Gaupp, 1906). Bei *Anas* liess sich diese Knickung im vorliegenden Exemplar nicht mehr nachweisen, was aber sicher nur eine individuelle Besonderheit darstellt, indem sie selbst bei ältern Stadien derselben Art noch wahrnehmbar ist. Auch bei entsprechenden Stadien von *Gallus* kommt sie noch deutlich vor. Diese sog. Chordakrücke berührt bei *Dromiceius* beinahe die Hinterwand der Rathke'schen Tasche an deren Grenze mit dem Infundibulum. Auf jüngern Entwicklungsstufen besteht übrigens ganz allgemein, wie schon Kann (1888) eindeutig nachgewiesen hat, eine direkte Verbindung mit dieser. Mit Ausnahme dieser Stelle liegt sonst die Chorda völlig im Knorpelgewebe, in der Basalplatte. Diese stellt

zusammen mit dem mit ihr verwachsenen prächordalen Abschnitt des neuralen Primordialcraniums die umfangreichste einheitliche Knorpelbildung des ganzen Körpers dar. Der Winkel, den diese beiden Hauptabschnitte einschliessen (sog. Scheitelbeuge), streckt sich nach Suschkin (1899) bei den Raubvögeln im Laufe der Entwicklung von ca. 100° bis 160°. Beim Emu-Keimling erweist sich dieser Winkel um gut 10° grösser als bei *Anas* (vergl. Fig. 1 und 2), obwohl sich beide Stadien in der Embryonalentwicklung völlig entsprechen. Weitere auffällige Unterschiede bestehen auch in der Länge der beiden Abschnitte, worüber die beiden Abbildungen und die nachfolgende Tabelle Auskunft geben.

Länge in Dorsalwirbeleinheiten.

	Dromiceius 15-tägig	*Anas* 8 ½-tägig
Relative Länge des Meckel'chen Knorpels. .	6,7	8
Relative Länge der Basalplatte	7,9	7,0
Relative Länge der Trabekel	9,1	7,0
Länge der Basalplatte im Verhältnis zu derjenigen der Trabekel als Einheit	0,88	1
Winkel zwischen Basalplatte und Trabekel .	120°	110°

Gegenüber der Wirbelsäule setzt sich die schüsselartige, flache Basalplatte scharf ab. Sie stellt einen verschieden dicken Knorpelbelag um die Chorda dar, welche dadurch sowohl bei *Dromiceius* wie bei *Anas* teilweise recht exzentrisch liegt. Von der Entstehung aus zwei seitlichen Parachordalia lässt sich nichts mehr nachweisen. Deutlich erkennt man aber die beiden hintereinander gelegenen Abschnitte der Basalplatte, die Pars occipitalis und die Pars otica. Letztere ist etwas länger und in ihrer lateralen Partie viel dicker. Der aus dem Gehirn zu beiden Seiten der Basalplatte austretende Nervus accessorio-vagus grenzt die zwei Regionen voneinander ab. Die Pars occipitalis ist vor allem durch eine gewisse Segmentierung charakterisiert, ähnlich wie eine solche auch im darüber liegenden Hirnstamm durch den Austritt der Gehirnnervenwurzeln nachgewiesen werden kann. Durch zwei deutliche, metamer aus dem Nachhirn austretende Wurzelpaare des Hypoglossus wird die Pars occipitalis in drei aufeinanderfolgende Abschnitte gegliedert, von denen die beiden hinteren die auf einem frühern Stadium mit der Basalplatte verschmolzenen und erstmals von Sonies (1907) als

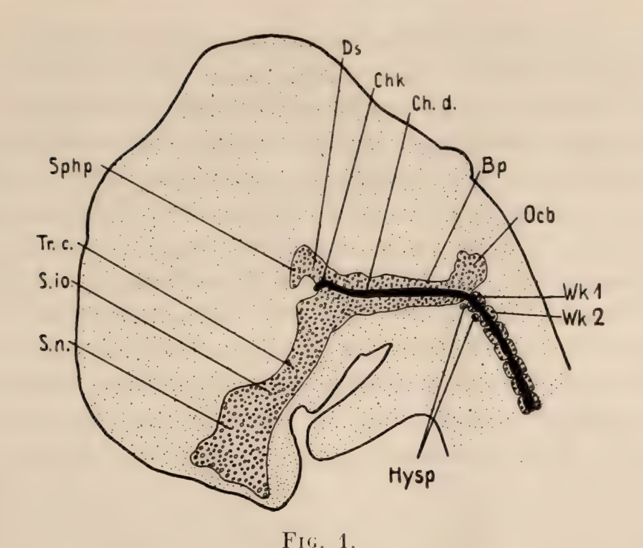


Fig. 1.

Dromiceius, 15-täg. Embryo.

Mediansagittalschnitt durch das knorpelige Kopfskelett. Erklärung der Abkürzungen siehe S. 392. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 6,7 ×

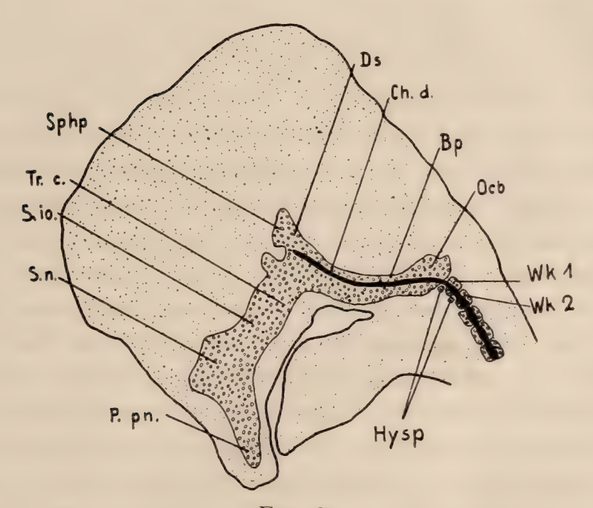


Fig. 2.

Anas, 8 ½-täg. Embryo.

Mediansagittalschnitt durch das knorpelige Kopfskelett. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 6,7 ×

solche erkannten Occipitalwirbel darstellen. Die von ihnen seitlich entspringenden kurzen Knorpelspangen, die schon von FRORIEP (1883) als Homologa der neuralen Wirbelbogen bestimmt und als Occipitalbogen bezeichnet wurden, fliessen ausserhalb der Hypoglossuswurzeln wieder zusammen und legen sich seitlich und hinten schalenartig um das Ende der Medulla oblongata. Zu einer völligen Umschliessung derselben kommt es aber bei weitem nicht; desgleichen erreichen sie die erst vorknorpeligen Ohrkapseln nicht. Beim Emu und, allerdings weit weniger deutlich, auch bei der Ente und beim Hühnchen, tritt vor den beiden erwähnten Wurzelpaaren des Hypoglossus noch ein drittes, kümmerliches auf, das den Knorpel nicht zu durchdringen vermag (Taf. 3, Fig. 8). Die Abtrennung eines weiteren Occipitalbogens wird somit zwar nicht erreicht, wohl aber angedeutet. Bei frühern Stadien von *Gallus* konnten JAGER (1926) und bei solchen von *Anas* BEER und BARRINGTON (1934) sogar vier Wurzelpaare des Hypoglossus und damit vier Occipitalbogenpaare nachweisen. Dieses vierte Bogenpaar kann auch beim Emu-Keimling noch erkannt werden, denn die Basalplatte weist dicht vor der vordersten rudimentären Hypoglossuswurzel einen konzentrisch geschichteten, rundlichen Knorpelkern auf, der sich vom übrigen Gewebe deutlich abhebt. Knorpelige Cranialrippen fehlen bei *Dromiceius* und den untersuchten Carinatenstadien.

In ihrem vorderen medianen Teil geht die Pars occipitalis kontinuierlich in den Knorpel der Pars otica über, welche sich durch das anfängliche Fehlen jeglicher Metamerie auszeichnet. Sie hat bei *Dromiceius* im wesentlichen die gleiche Gestalt wie bei *Anas* und *Gallus*. Die mediale, die Chorda umfassende Gegend, ist schmal und flach, während sich besonders die hintern Randpartien gegen die Ohrkapsel hin ziemlich weit lateralwärts erstrecken und an Dicke beträchtlich zunehmen. Diese Auswüchse sind hohl und beherbergen im Innern den Ductus cochlearis des häutigen Labyrinthes, der nach vorn und abwärts gegen die Chorda vordringt und in unmittelbarer Nähe derselben blind im Knorpel endigt. Eine Grenze zwischen dieser Pars cochlearis und der medialen eigentlichen Basalplatte fehlt, obwohl nach BEER und BARRINGTON (1934) die Verknorpelung der beiden Regionen von selbständigen Zentren ausgeht, wobei es allerdings frühzeitig zur Verschmelzung kommt.

Die eigentliche Labyrinthregion, die Pars canicularis, die unabhängig von der Pars cochlearis und der Basalplatte entsteht, befindet sich noch grösstenteils im prochondralen Zustand. Bei *Anas* und *Gallus* scheint die Verknorpelung von der Pars cochlearis her auf ihre Unterseite überzugreifen. Nach Gaupp (1906) soll diese Entwicklung auch bei andern Carinaten vorkommen und eine sekundäre Erscheinung sein. Beer und Barrington (1934) fanden dagegen bei *Anas*, dass zuerst die Ohrkapsel weitgehend verknorpelt und dann erst die vorknorpelige Verbindung mit der Pars cochlearis. Immerhin besteht die Möglichkeit, dass auch bei dem Zustand, den meine Enten- und Hühnerembryonen zeigen, vorher ein selbständiges Knorpelzentrum in der Ohrkapsel aufgetreten, kurz nachher aber mit dem von der Pars cochlearis her vordringenden Knorpel verschmolzen ist. Beim Emu erfolgt die Verknorpelung jedenfalls völlig unabhängig, indem sich im basalen Teile des periotischen Gewebes ein selbständiger Knorpelherd bildet. Zwischen diesem und dem äussersten Knorpel der Pars cochlearis besteht wie bei entsprechenden Reptilienembryonen nur eine prochondrale Gewebebrücke.

Vor der Labyrinthregion verschmälert sich die Pars otica plötzlich. Ihr Ende ragt über die Chordakrümmung hervor und steigt als ein schmales Dorsum sellae hinter dem Infundibulum in den als Mittelhirnpolster bezeichneten Raum zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterhirn hinein. Sein vorderer Rand springt auf jeder Seite lateralwärts und aufwärts wie zwei Hörner vor, beim Emu etwas weniger stark als bei der Ente und dem Huhn. Diese Hörner stellen die im Entstehen begriffenen Sphenolateralplatten dar (vergl. Fig. 1 und 2). Zu einer Verschmelzung derselben mit dem lateralen Teil der Ohrkapsel und damit zur Bildung des Foramen prooticum kommt es auf diesem Stadium noch nicht. Trigeminus, Abducens und Facialis ziehen frei zu beiden Seiten des Knorpels der Pars otica zum Gesichtschädel hinunter.

Den eigentlichen prächordalen Abschnitt des knorpeligen neuralen Primordialcraniums bilden zur Hauptsache die Trabekel, deren paarige Anlage nur noch im hintersten Teile zu erkennen ist. Dort umfassen sie nämlich mit ihren caudalen, dünnen Enden in gleicher Art wie bei den Carinaten auch beim Emu die Hypophyse und legen sich unter der bereits erwähnten Winkelbildung (Brückenbeuge) an die ventrale Fläche der Basalplatte. Dicht vor der

Hypophyse verschmelzen die beiden Schenkel zu einem einzigen, medialen, schmalen, bis zur Schnabelspitze reichenden Balken, der Trabecula communis. Dadurch entsteht eine ungefähr dreieckige Fenestra hypophyseos, durch welche ausser der Rathke'schen Tasche auch die innern Carotiden in die Schädelhöhle steigen und deren hintere, hohe Wand das Dorsum sellae darstellt. Die Trabekelschenkel erhöhen sich gegen ihre mediane Vereinigungsstelle ebenfalls zu einem steilen Rande. Anzeichen für die von Suschkin (1896) festgestellte selbständige Verknorpelung desselben lassen sich auf diesen Stadien nicht mehr erkennen.

Auf der lateralen Seite der ventralen Fläche der beiden Trabekelenden erhebt sich je ein Knorpelfortsatz in ventrocaudaler Richtung, der Processus basitrabecularis. Er ist bei *Dromiceius* und *Gallus* weit besser ausgeprägt als bei *Anas*. Eine Verschmelzung seines distalen Endes mit der Basalplatte ist noch nicht eingetreten. Bei *Dromiceius* schliesst sich unten und seitlich an diesen Fortsatz ein ausserordentlich kräftig entwickelter Processus basipterygoideus an. Er besitzt die Form eines runden, dicken, nicht sehr langen Stabes und zieht nach auswärts und abwärts bis vor die Mündung der Tuba Eustachii. Bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus* fehlt er noch, obgleich er beim adulten Tier wohl entwickelt ist. Er tritt hier nach Beer und Barrington (1934) erst später auf. Das frühzeitige Erscheinen eines so deutlichen knorpeligen Basipterygoidfortsatzes ist jedenfalls als ein primitives Merkmal zu bewerten, da auch die entsprechenden Embryonen der meisten Reptilien dasselbe Verhalten aufweisen. Bei den erwachsenen Ratiten findet sich dieser Fortsatz in kräftiger Ausbildung. Gadow (1891) erwähnt für den erwachsenen *Dromiceius* als Besonderheit gegenüber allen andern Vögeln, dass er hinter der Tuba Eustachii entspringe. Offenbar muss also im Laufe der Ontogenie eine Verschiebung desselben nach hinten eintreten. Dagegen scheint dieser Fortsatz bei manchen Carinaten in Rückbildung begriffen zu sein. Er legt sich embryonal wohl noch an, verkümmert dann aber im Laufe der Entwicklung und fehlt dem adulten Tiere oder ist nur noch schwach angedeutet.

In der ganzen Länge der Trabecula communis beginnen zwischen den Augenbulbi in der Mediansagittalebene das unpaare Septum interorbitale und an dieses vorne anschliessend in der Ethmoidalregion das Septum nasi zu verknorpeln. Ihre Verknorpelung

schreitet von unten nach oben kontinuierlich fort, ohne irgendwelche Trennung zwischen der Trabekel und dem Septum erkennen zu lassen. Auch deutet nichts darauf hin, dass diese gemeinsame Scheidewand selbständig verknorpeln und erst sekundär mit der Trabecula communis verschmelzen soll, wie nach Gaupp (1906) anzunehmen wäre. Sie wechselt in ihrer Höhe stark. Beim Emu ist sie in der Ethmoidalregion schon ziemlich hoch, dagegen zwischen den Augen erst angedeutet. Bei der Ente reicht sie in der Orbital- und hintern Ethmoidalregion am weitesten hinauf, während sie nach vorne plötzlich abnimmt. Hier ist deshalb der vorderste Abschnitt der Trabecula communis niedrig und als ein ausgesprochener Processus praenasalis bis in die Schnabelspitze hinein verlängert. Der Winkel, den dieser mit der hintern Trabekelhälfte einschliesst, beträgt bei *Anas* und *Dromiceius* ungefähr 135° (Fig. 1 und 2). Seitliche Knorpelauswüchse wie beispielsweise das Planum antorbitale und die Conchae nasales entstehen auf diesem Stadium noch nicht.

Das knorpelige Visceralskelett umfasst den Kieferbogen und Teile des Zungen- und 1. Kiemenbogens. Die beiden paarigen Elemente des Kieferbogens, das Palatoquadratum und der Meckel'sche Knorpel, sind sehr gut entwickelt. Das erstere liegt seitlich von der Vorderwand der vorknorpeligen Gehörkapsel und ist von ihr durch einen grössern Zwischenraum getrennt. Es weist beim Emu in gleicher Weise wie bei den Carinaten einen ventralwärts gerichteten Körper und zwei obere Fortsätze auf. Der laterale, der Processus oticus, stösst nach hinten, oben und auswärts gegen die Ohrkapsel. Der mediale, etwas längere und dünnere, der Processus pterygoideus, springt nach vorne, oben und einwärts vor. Beim Emu endigt er dicht unterhalb der Aussenfläche des gleichseitigen Basipterygoidfortsatzes, ohne sich aber mit diesem zu vereinigen. Am distalen Ende des Körpers des Palatoquadratums differenziert sich ein Gelenkkopf für die Artikulation mit der Pfanne des Meckel'schen Knorpels. Dieser ist beim Emu relativ kürzer als bei der Ente (s. Tabelle). Hinter seiner Gelenkfläche bildet er ebenfalls zwei Fortsätze aus, einen obern innern, den Processus internus, und einen untern äussern, den Processus posterior. Bei *Dromiceius* fallen sie infolge ihrer geringen Grösse nicht stark auf, wohl aber bei den Carinatenembryonen, bei denen besonders der Processus posterior eine ansehnliche

Länge erreicht. W. K. Parker (1866 und 1869) machte bereits dieselbe Entdeckung bei *Struthio* einerseits und *Gallus* andererseits. Die geringe Entwicklung dieser Fortsätze scheint also für diese beiden Ratiten typisch zu sein. In ihrer Gestalt erinnern die Meckel'schen Knorpel an dünne, gebogene Stäbe, die mit ihrem rostralen Ende konvergieren. Doch treffen sie in der Mediansagittalebene noch nicht aufeinander, sodass ein knorpelfreier Zwischenraum bestehen bleibt. Auch beim Emu weist das rostrale Ende der Mandibula eigenartige Krümmungen auf, die nach Lebedinsky (1917) sämtlichen Sauropsiden auf frühen Embryonalstufen zukommen sollen. Die Schlängelungen entsprechen im vorliegenden Falle, soweit dies an Längsschnitten feststellbar ist, am ehesten denjenigen von *Fulica*, die Lebedinsky auf Fig. 18 abgebildet hat.

Vom Hyalbogen lassen sich nur die dorsalen, paarigen, freien Knorpelstücke Hyomandibulare und Stylohyale erkennen. Ersteres legt sich an den Boden der periotischen Gewebekapsel. An sein ventrales Ende schliesst sich das Stylohyale dicht an. Die Verschmelzung dieser beiden zwischen den Endigungen der Tuba Eustachii und des äussern Gehörganges gelegenen Elemente zur Columella auris tritt auf dieser Entwicklungsstufe noch nicht ein. Dagegen findet man bei *Anas* und andeutungsweise auch bei *Dromiceius* die Fussplatte der spätern Columella als eine kleine Knorpelscheibe in einer Lücke (späteres Foramen ovale) des periotischen Gewebes vor. Sie bildet das Endstück des Hyomandibulare und verknorpelt unabhängig von der Ohrkapsel. Die Angabe Suschkin's (1899), wonach bei *Tinnunculus* die Fussplatte aus der bereits verknorpelten Ohrkapsel gewissermassen herausgeschnitten werde und sekundär mit dem Hyalbogen in Verbindung trete, kann ich für *Anas*, *Gallus* und *Dromiceius* nicht bestätigen. Vom Keratohyale, das sich nach Gaupp (1906) weit vorne im Mundhöhlenboden als paarige Knorpelbildung anlegt, erscheint auf diesem Stadium beim Emu wie bei den Carinaten noch keine Spur.

Von den Reptilienembryonen mit ihren zwei meist vorhandenen Branchialbogenpaaren unterscheidet sich *Dromiceius* wie die Carinaten durch den Besitz bloss eines einzigen. Dieser Zungenbeinbogen besteht aus einem langen, dünnen Knorpelstab, dessen hinteres Ende sich seitlich vom Anfangsteil des Oesophagus

befindet. Von da zieht er als ein nach aussen konvexer Bogen medialwärts und nach vorne in den Mundhöhlenboden. Auf der rechten Körperseite kann beim Emu die allerdings undeutliche Trennung in das caudale Epibranchiale und das rostrale Keratobranchiale wahrgenommen werden. Die vordern Enden der beiden ungefähr symmetrischen Stäbe nähern sich einander und legen sich seitlich an die unpaare, ziemlich grosse, knorpelige Copula an. Diese sendet von der Berührungsstelle aus einen dünnern Processus posterior in der Mediansagittalebene nach rückwärts.

Weitere Knorpelelemente gibt es im Bereiche des Kopfes auf diesem Stadium nicht. Was die erwähnten Verknorpelungen anbetrifft, so lässt sich kein grundlegender Unterschied zwischen *Dromiceius* und den wenigen genauer untersuchten Carinatenformen nachweisen. Die Verschiedenheiten sind also bei dieser relativ jungen Embryonalstufe weit geringer als bei den adulten Tieren. Insbesondere gilt im Stadium der Bildung des Chondrocraniums die Unterscheidung der Vögel in Palaeognathae und Neognathae, die Pycraft (1901) bei den adulten Tieren auf Grund der verschiedenen Struktur des knöchernen Kiefer-Gaumen-Apparates (Deckknochen) getroffen hat, in keiner Weise. Deshalb kommt diesem Unterschied wohl kaum die grosse Bedeutung zu, die ihm von Pycraft (1901) beigemessen wurde. Immerhin stellt die Palaeognathie gewiss das primitivere Verhalten dar, aus dem sich die Neognathie entwickelt hat; denn auch für *Archaeopteryx* muss eine palaeognathe Ausbildung angenommen werden.

C. Rumpfskelett.

Das allgemeine Verhalten der Chorda dorsalis ist bereits beschrieben worden. Einzig in ihrem caudalsten Teile, wo sie sich ziemlich stark verjüngt, bietet sie noch einige Besonderheiten dar. Sie erstreckt sich bis zum Ventriculus terminalis des Rückenmarks, unterscheidet sich aber in der Art der Endigung bei den verschiedenen Embryonen. Bei *Dromiceius* (Fig. 3) hat der Ventriculus eine längliche Form und ist so stark ventralwärts eingerollt, dass er mit seinem Ende kranialwärts schaut. Er bildet gewissermassen das von aussen erkennbare Schwanzende, das infolge dieser Krümmung die bekannte abgerundete Gestalt aufweist. Die Chorda, die zuhinterst durch mehrere Einschnürungen in rundliche

Knöpfe gegliedert ist, wird dementsprechend fast rechtwinklig geknickt und verläuft unter dem Ventriculus, sodass die Endigungen

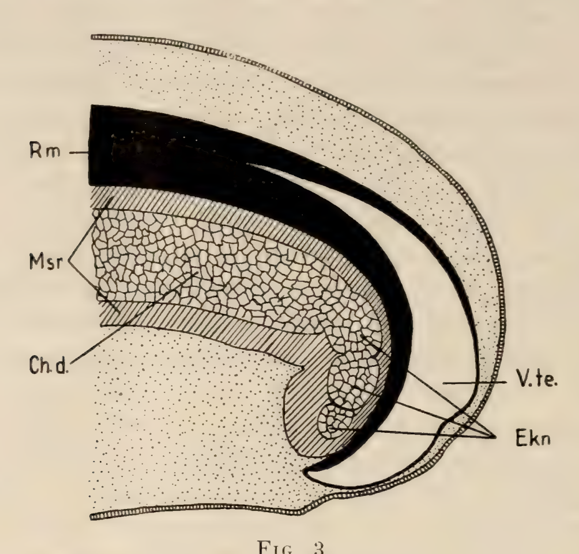


Fig. 3.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch die Schwanzspitze. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 37×

der Chorda und des Neuralrohres dicht nebeneinander liegen. Die Endblase von *Anas* ist relativ kurz und weit und viel weniger gekrümmt. Die Chorda liegt ihrer Ventralseite an und besitzt ausser einem runden, ebenfalls ventralwärts abgeknickten Endknöpfchen noch ein ganz kleines (Fig. 4). Bei *Gallus* ist die Endblase am kleinsten und nicht gekrümmt. An ihrer Unterseite liegt das dünne Chordaende, dessen Endknöpfchen sehr klein und nur wenig gebogen ist.

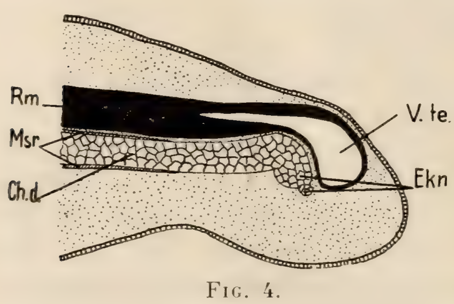


Fig. 4.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Mediansagittalschnitt durch die Schwanzspitze. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 37×

Die Verknorpelung der Wirbel ist recht weit fortgeschritten. Getrennte Knor-

pelzentren können an ihnen im allgemeinen nicht mehr nachgewiesen werden; vor allem sind Wirbelkörper und Neuralbogen bereits miteinander verschmolzen. Einzig in der Caudalregion ist die Verknorpelung gemäss der von vorn nach hinten schreitenden Differenzierung noch im Rückstand. Man kann dort erst den Wirbelkörper erkennen, und noch weiter hinten findet man bei *Dromiceius* und *Anas* überhaupt keine knorpeligen Elemente mehr. Die Chorda liegt hier in einer vorknorpeligen Mesenchymröhre, die beim erstern ziemlich dick und bis zur Chordaknickung deutlich gegliedert, bei letzterer jedoch dünn, unsegmentiert und so kurz ist, dass das hinterste Chordastück völlig frei in gewöhnlichem, unverdichtetem Bindegewebe liegt. Bei *Gallus* hingegen ist die Chorda bis zum Ende von dünnen Knorpelringen umgeben. Die Verschmelzung der hintersten Wirbelkörper zum Pygostyl tritt erst auf einem späteren Embryonalstadium ein. Überhaupt fehlt im Bereich der gesamten Wirbelsäule noch jegliche Verschmelzung aufeinanderfolgender Wirbel.

Die beim erwachsenen Vogel durchgeführte Einteilung in mehrere Wirbelsäulenregionen kann nicht auf so frühe Embryonalstadien übertragen werden. Hier lassen sich nur folgende Regionen eindeutig feststellen: 1. Halswirbel im engern Sinne, d.h. solche ohne freie Rippen; 2. Rippentragende Wirbel des Halses und des Rumpfes; 3. Rippenlose Wirbel des Rumpfes und des Schwanzes. Ferner ist es an Hand der Rekonstruktionsmodelle möglich, auch die eigentlichen Acetabularwirbel ihrer Lage nach mit ziemlicher Sicherheit (eine Verschiebung um einen Wirbel nach vorn oder hinten ist immerhin nicht ausgeschlossen) zu identifizieren, obgleich sie noch nicht mit den Beckenknorpeln vereinigt sind. Darnach lassen sich auch die postcostalen Wirbel in präacetabulare, acetabulare und caudale einteilen. Über die Wirbelzahlen in den einzelnen Regionen erteilt die nachstehende Tabelle Auskunft.

Aus der grossen Wirbelzahl von *Dromiceius*, *Struthio* und der übrigen Ratiten (*Casuarius* 59, *Rhea* 51, *Apteryx* 50) leitet Lowe (1928) eines seiner Hauptargumente ab dafür, dass *Archaeopteryx* als Vorfahre derselben nicht in Betracht komme. Er vergisst hierbei offenbar, dass die Differenz hauptsächlich die nur noch rudimentär in der Schwanzspitze nachweisbaren Wirbel betrifft, ferner, dass auch bei *Archaeopteryx* embryonal in der Schwanzspitze sehr wahrscheinlich mehr Wirbel angelegt worden

Wirbelzahlen in den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule.

	Rippenlose Cervicalwirbel	Costalwirbel	Praesacralwirbel	Sacralwirbel (Acetabularwirbel)	Caudalwirbel	Totale Wirbelzahl
Archaeopteryx:						
(HEILMANN, 1926)	11	12	2	4 (2)	21	50
STRESEMANN, 1927-1934) . .	10-11	11-12	2	4-6 (2)	20-21	max. 52
(STEINER, 1938) .	10-11	11-12	6		21-23	max. 52
Dromiceius, 15-täg. Embryo, ...	17	10	5	2	min. 27	min. 61
			7			
Adult (GADOW, 1891)	17 (18)	(8-) 10	5		16-19	50-54
(VAN OORT, 1904)				2-3		
			7-8			
(LOWE, 1928) . .						55
Struthio, adult:						
(MIVART, 1874) .	17	10	8	3	18	56
			11			
Carinatentypus:						
(STEINER, 1938) .	14-15	7-8	13-14		13-14	max. 49
Anas:						
8 ½-täg. Embryo .	15	9	3	2	18	47
Adult (ADOLPHI, 1922)	15	9	14		9-12	47-50
Serinus, adult:						
(ADOLPHI, 1922) .	13	7	10		10-12	40-42

sind als später im adulten Zustand und in den Abdrücken des Fossils nachgewiesen werden können. Ferner gibt es auch unter den Carinaten Formen mit recht hohen Wirbelzahlen, z.B. *Cygnus* mit 53, während sich ihre nächsten Verwandten, in diesem Falle beispielsweise *Anas*, durchaus normal verhalten. Allerdings muss ja im allgemeinen eine grössere Wirbelzahl eher als ein primitives Merkmal angesehen werden (z.B. mittlere Rumpfregion), nur darf dieses Merkmal nicht eine so variable Wirbelregion wie den Halsabschnitt (auch Schwanzabschnitt) betreffen. Interessant ist gerade in diesem Zusammenhang die Erscheinung, dass bei Ratiten wie

Carinaten gegenüber *Archaeopteryx* eine Vermehrung der Halswirbelzahl stattgefunden hat. Bei den Carinaten, vor allem bei arboricolen Formen, erfolgte diese Zunahme auf Kosten der Brustwirbel, indem die vordersten derselben einfach in die Halsregion aufgenommen wurden, da bei ihnen ganz deutlich die Tendenz der Rumpfverkürzung in Erscheinung tritt. Die Ratiten bilden gewissermassen ein Zwischenstadium, indem wohl eine ganz beträchtliche Halswirbelvermehrung, dagegen erst eine geringe Rumpfverkürzung zustande gekommen ist. Möglicherweise fand für die in den Hals übertretenden Rumpfwirbel stets eine von hinten (Becken- und Schwanzregion) her erfolgende Ergänzung statt. Das Vorhandensein zahlreicher Brustwirbel steht im Zusammenhang mit der relativen Länge des Rumpfes und ist wie die grosse Zahl der postacetabularen Wirbel ein primitives Merkmal.

Die Gestalt der Wirbel erscheint beim embryonalen *Dromiceius* recht einheitlich und unterscheidet sich in nichts von derjenigen der entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus*. Die beidseitigen Neuralbögen eines Wirbels stossen über dem Rückenmark noch nicht völlig zusammen. Dementsprechend fehlt auch der Processus spinosus. Die beiden vordersten Halswirbel zeichnen sich wie bei den meisten Amnioten auf diesem Stadium durch je ein unpaares, dicht ventral vor ihnen gelegenes, selbständiges Knorpelstück, die Hypochordalspange, aus (Fig. 1 und 2). In dem ventralen, nach vorne gerichteten Fortsatz des 3. Wirbelkörpers ist interessanterweise noch ein weiteres solches Element zu erkennen.

Aus den 10 knorpeligen Rippenpaaren des Emu-Keimlings gehen die von Pycraft (1901) erwähnten 3 cervicalen freien, die 4 sternalen und die 3 poststernalen freien Rippenpaare des adulten Tieres hervor. Adolphi (1922) gibt für die erwachsene Ente 9 oder 10 Rippenpaare an, von denen aber nur 7 komplett sind. Eine Rückbildung der knorpelig präformierten Rippen tritt somit nicht ein. Dagegen sind beim Emu-Keimling wie bei denjenigen der Carinaten vor und hinter diesen Knorpelrippen noch weitere angelegt, die aber offenbar in ihrer Entwicklung auf dem Bindegewebsstadium stehen bleiben und sich später völlig zurückbilden.

Die Verknorpelung der Rippen kann beim Embryo von *Dromiceius* besonders schön verfolgt werden (Fig. 5). Sie verläuft in gleicher Weise wie bei den Keimlingen der Ente und des Huhnes. Die

spätern Sternalrippen sind bereits viel länger als die übrigen, da die Pars ventralis costae, die den andern völlig fehlt, eine ganz beträchtliche Ausdehnung erreicht hat. Die Rippen bilden, was schon FRORIEP (1883) bei *Gallus* feststellte, nichts anderes als

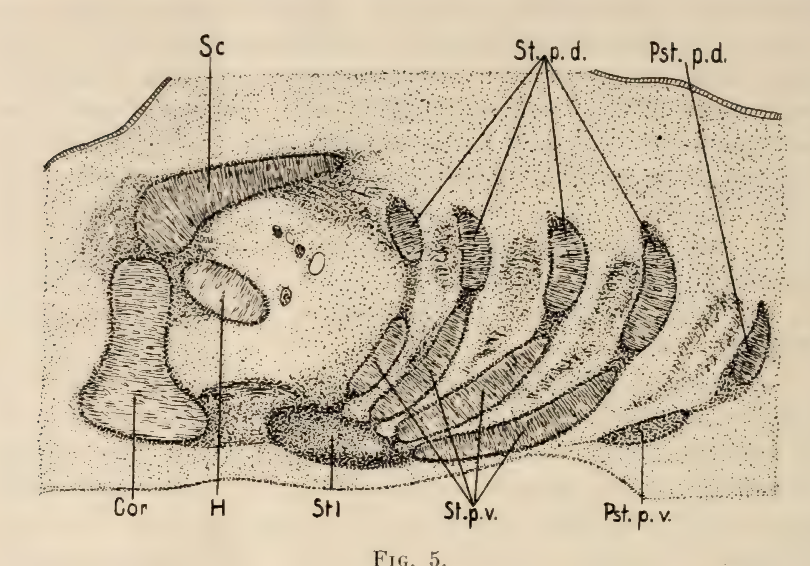


FIG. 5.

Dromiceius, 15-täg. Embryo.

Sagittalschnitt durch die linke Brustregion. (Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.) — Vergr. 19×

eine dichte, bindegewebige laterale Verlängerung der Hypochordalspangen, die in dieser Körperregion bereits mit den entsprechenden Wirbelkörpern verwachsen sind. Sie verlaufen bogenförmig in dorsoventraler Richtung. Die Sternalrippen schliessen einen stumpfen Winkel zwischen der nach hinten gerichteten Pars dorsalis und der nach vorne ziehenden Pars ventralis ein. Die Verknorpelung geht nun folgendermassen vor sich. In der Pars dorsalis, deutlich getrennt vom zugehörigen Wirbel, tritt ein selbständiger Knorpelstab auf. Eine eventuelle, früher vorhanden gewesene Knorpelverbindung mit dem Wirbel ist ausgeschlossen, da sich das dazwischenliegende Gewebe noch auf dem vorknorpeligen Stadium befindet und eben die Tendenz zur Verknorpelung zeigt. FRORIEP (1883) konnte sich nicht entscheiden, ob der Rippenknorpel selbständig entstanden oder aus der Wir-

belbasis hervorgewachsen sei. GADOW (1891) beschreibt den Verknorpelungsprozess beim 5-tägigen *Gallus*-Embryo wie folgt:

„Die Rippen erscheinen in der Leibeswand, etwas entfernt von den Wirbeln in der durch die Wirbelmitte gehenden transversalen Ebene."

KNOPFLI (1918) schreibt dagegen:

„Die Verknorpelung der Rippen, die sehr bald erfolgt (beim Hühnchen und bei der Ente am 8. Tage), geht von den Wirbeln (Textfig. 5) aus und schreitet in ventraler Richtung fort. Es wird deshalb die Einheitlichkeit von Wirbeln und Rippen auch durch die Verknorpelung nicht gestört... Die Abspaltung der Rippen von den Wirbeln vollzieht sich beim Hühnchen im Laufe des 9. und 10. Bebrütungstages; bei der Ente wickeln sich diese Prozesse mit einer Verspätung von ca. 1—2 Tagen im Vergleich zum Hühnchen ab."

Die erwähnte Textfigur 5 scheint mir allerdings eher ein Beweis für die GADOW'sche und meine Darstellung zu sein, indem nämlich an dem kurzen, prochondralen Rippenstück, das mit dem Wirbel zusammenhängt, nur die distale Partie verknorpelt ist. Eine Abspaltung vom Wirbel kann auf diesem Stadium (*Gallus*-Embryo von erst 171 Stunden) nach KNOPFLI's eigener Darstellung noch nicht erfolgt sein. Auch die neuesten Untersuchungen von PIIPER (1928) beweisen die unabhängige Entstehung des Rippenknorpels, indem bei *Struthio*- und *Larus*-Embryonen die Verknorpelung der tuberkularen und kapitularen Partie der Hals- und Brustrippen ganz unabhängig von den Wirbeln und etwas später als in diesen erfolgt. Desgleichen beschreibt LILLIE (1940) bei *Gallus* die unabhängig von den Wirbeln stattfindende Verknorpelung der Rippen. Anders als bei den Carinaten und Ratiten soll dagegen die Verknorpelung der Rippen bei den Reptilien vor sich gehen, indem sie hier von den Wirbeln aus auf die mit diesen zusammenhängenden prochondralen Rippenanlagen übergreift. SCHAUINSLAND (1906) fasst seine diesbezüglichen Untersuchungen an *Sphenodon* folgendermassen zusammen:

„Auch nach der Verknorpelung ist zunächst der Zusammenhang zwischen Rippen und Wirbel ein vollständiger; eine Trennungslinie im Knorpel ist zwischen diesen beiden Elementen nicht vorhanden. Bald darauf tritt eine solche aber auf. Die Zellen verlieren an der Stelle des späteren Gelenkes ihren Charakter als Knorpelzellen und statt ihrer erscheinen Bindegewebsfasern; hierdurch ist dann die Rippenanlage in einen kurzen, mit dem Wirbelkörper untrennbar verbundenen Quer-

fortsatz und die eigentliche Rippe zerlegt. Diese stellt im Rumpf anfangs einen einheitlichen und fast gleichmässig dicken Knorpelstab, in dem später in ähnlicher Weise wie vorher bei der Scheidung vom Querfortsatz nochmals eine Trennung erfolgt, wodurch die Rippe in einen proximalen und einen kurzen distalen Abschnitt zerlegt wird, welch letzterer anfangs nur wenig, später sehr stark kranialwärts umbiegt und die Leibeshöhle von unten umfasst, ein Vorgang, der sich übrigens bei vielen andern Reptilien in ganz ähnlicher Weise findet."

Eine spätere Trennung der einheitlichen knorpeligen Sternalrippen erwähnt Schauinsland (1906) auch für die Vögel. In gleicher Weise entstehen nach Knopfli (1918) bei seinen Carinatenembryonen die beiden Abschnitte der Rippen aus einem einheitlichen Knorpelstab:

„Anfänglich besteht auch keine Trennung in eine Pars dorsalis und Pars ventralis costae. Auf dieser Stufe bildet die Rippe einen einheitlichen, ununterbrochenen Strang... Eine Trennung in die genannten Abschnitte erfolgt erst im Laufe der Entwicklung. Die ersten Anzeichen der Intercostalgelenke bestehen in einer Zellenansammlung und in einem Zurücktreten der hyalinen Knorpelsubstanz in der Gelenkregion im Vergleich zu den angrenzenden Rippenabschnitten (Textfig. 49). Die ersten Andeutungen der Intercostalgelenke beim Hühnchen beobachtete ich bereits am 8. Tage, deutlich ausgeprägte nahm ich gegen den 11. Tag hin wahr."

Auch Piiper (1928) sagt, dass bei *Struthio* und *Larus* die Verknorpelung der prochondralen Rippenanlage vom vertebralen Ende her distalwärts kontinuierlich fortschreitet.

Mit allen diesen Beschreibungen stimmen nun meine Ergebnisse nicht überein. Dagegen decken sie sich mit der Darstellung Lillie's (1940) bei *Gallus:*

„The cervical ribs chondrify from a single center. The thoracic ribs have two centers of chondrification; a proximal one, corresponding of the vertebral division of the rib, and a distal one corresponding to the sternal division."

Ganz eindeutig kann ich auch beim Embryo von *Dromiceius* und, immerhin etwas weniger deutlich, bei den entsprechenden von *Anas* und *Gallus* sehen, dass in der Pars ventralis der Sternalrippen ein selbständiges Knorpelzentrum liegt. Zur Verschmelzung desselben mit dem Knorpelstab der Pars costalis an der Stelle des spätern Intercostalgelenkes kommt es wenigstens auf diesem Stadium nicht. Eine Gliederung eines ursprünglich einheitlichen

Knorpelstabes erscheint unwahrscheinlich, da diese nach Knopfli (1918) ja erst einige Tage später eintreten würde. Dagegen spricht auch die Tatsache, dass der Knorpel der Pars sternalis eben im Entstehen begriffen ist und keinerlei Rückbildungserscheinungen zeigt (Fig. 5). Die Textfigur 49 von Knopfli (1918) ist einem spätern Embryonalstadium entnommen, auf welchem sich die beiden Knorpelstücke bis fast zur Vereinigung entgegengewachsen sind und sich schon deutliche prochondrale Processi uncinati vorfinden. Bei meinen Embryonalstadien fehlen diese noch gänzlich.

Mit ihren distalen Enden stehen die Sternalrippen in direktem Zusammenhang mit der bindegewebigen Sternalleiste der gleichen Körperseite. Diese Leisten liegen noch ziemlich weit von der Mediansagittalebene entfernt in der Körperwand. Eine Verschmelzung zum unpaaren Sternum erfolgt somit erst später. Aus diesem Grunde war es mir leider unmöglich, etwas über die Entstehung der so bedeutungsvollen Crista sterni in Erfahrung zu bringen. Nach den meisten Darstellungen wird eine solche bei den Ratiten nicht einmal embryonal angelegt (Lindsay, 1885, und Broom, 1906, für *Struthio*, T. J. Parker, 1891, für *Apteryx*). Die scheinbar äusserlich sichtbare Crista auf der Bauchseite des von Miranda-Ribeiro (1935) beschriebenen und abgebildeten Embryos von *Dromiceius* hat meiner Meinung nach nichts mit der Crista sterni zu tun, sondern dürfte eher ein durch die Konservierung und Schrumpfung entstandenes Kunstprodukt sein. Die Verknorpelung der Sternalbänder erfolgt offenbar unabhängig vom Rippenknorpel, da bei meinem Embryo von *Dromiceius* eine unmittelbar vor der Verknorpelung stehende mediale Gewebepartie im Sternalband mit den prochondralen Rippenendigungen nicht zusammenhängt (Fig. 5). Auch bei *Anas* und *Gallus* liegen entsprechende Verhältnisse vor, sodass die Annahme Knopfli's (1918), die Sternalbänder verknorpeln von den Rippenendigungen aus, nicht zutrifft. Es ist allerdings darauf hinzuweisen, dass, wenn die Anlagen der knorpelig vorgebildeten Skelettelemente in ihren frühesten prächondralen Stadien beurteilt werden, meistens die Feststellung gemacht werden kann, dass später mit eigenen selbständigen Zentren verknorpelnde Elemente zusammenhängen und den Eindruck erwecken, als ob sie im Zusammenhang miteinander angelegt würden. Da mir vom Emu nur ein einziger zum Teil bereits im

Knorpelstadium befindlicher Embryo zur Verfügung stand, kann ich die frühesten Anlagen der hier beschriebenen Skelettelemente nicht sicher beurteilen. Meine Angaben beziehen sich dagegen auf die in meinem Objekt tatsächlich zu beobachtenden selbständig auftretenden, eigentlichen Verknorpelungszentren.

Eine vorknorpelige Bildung, die nichts mit dem Skelett der Wirbelsäule zu tun hat, fällt beim Embryo von *Dromiceius* in einer jeden seiner beiden Opercularpapillen auf. Bei den entsprechenden Keimlingen der Ente und des Huhnes, bei welchen sich das Operculum mehr in Form einer Falte erhalten hat, fehlt jede Spur von solchen Gewebsverdichtungen. Hier sind diese Falten gleichmässig von gewöhnlichem Bindegewebe ausgefüllt. Beim Emu liegt im Innern der Opercula ein vom übrigen Gewebe deutlich getrenntes, kleines prochondrales Element (Taf. 3, Fig. 9). Seine Bedeutung und Herkunft kann leider an Hand des einzigen zur Verfügung stehenden Stadiums nicht mit Sicherheit bestimmt werden. Es scheint sich aber, soweit mir bekannt ist, um eine bei keinem andern Vogelkeimling bisher beschriebene Bildung zu handeln. Nach eingehender Prüfung aller Möglichkeiten glaube ich, dass es sich bei diesem Gebilde am ehesten um die rudimentäre Anlage eines Abkömmlings des Kiemenbogenskelettes handeln könnte. In erster Linie kommt dafür der Hyalbogen in Frage, da ja das Operculum selbst ein Auswuchs desselben darstellt. Immerhin wäre es auch durchaus denkbar, dass bei der enormen Längsstreckung des Halses und der damit im Zusammenhang stehenden caudalen Verschiebung des Operculums vom Hyalbogen weg Skelettelemente der hintern Kiemenbogen in dasselbe aufgenommen worden wären. Dagegen ist gerade bei den Vögeln der Hyalbogen, was BEER und BARRINGTON (1934) besonders hervorheben, sehr schwach entwickelt. Es könnte sich deshalb ein Teil desselben tatsächlich in das Operculum hinein verlagert haben und mit diesem aus der Kopfregion nach hinten gewandert sein. Für diese Annahme spricht der Umstand, dass sich beim Emu-Keimling von jeder Opercularpapille aus ein Strang von verdichtetem Bindegewebe nach vorn bis in diejenige Gegend des Hyalbogens, in der die Skelettelemente fehlen, erstreckt und so noch den ursprünglichen Zusammenhang anzudeuten scheint (Taf. 3, Fig. 9). Bei der Ente und dem Hühnchen sind diese paarigen Stränge ebenfalls vorhanden, allerdings in weit schwächerer

Ausbildung und ohne an dem hier fehlenden praechondralen Rudiment zu endigen. *Dromiceius* würde sich, sollte diese Deutung des Vorhandenseins eines rudimentären Opercularskelettes zutreffen, auch in diesem Merkmal primitiver verhalten als die Carinaten. Recht interessant wäre in dieser Beziehung eine nochmalige Überprüfung von Reptilienembryonen mit Bezug auf das eventuelle Vorkommen eines rudimentären Opercularskelettes.

D. Extremitätenskelett.

Die verschieden mächtige Grössenentwicklung der vordern und hintern Extremität beim jüngern Emu-Keimling wurde schon im vorhergehenden Kapitel erwähnt. Doch auch ganz allgemein in seiner histologischen Differenzierung, vor allem in der Knorpelbildung, ist der Flügel, worauf Sieglbauer (1911) bereits hingewiesen hat, sowohl bei den Carinaten als auch bei den Ratiten im Rückstand gegenüber dem Bein.

1. Flügelskelett.

Der Schultergürtel setzt sich auf diesem Stadium erst aus Coracoid und Scapula zusammen, während von der Clavicula noch jede Spur zu fehlen scheint. Ihre Anlage muss somit auf einem spätern Stadium auftreten; denn *Dromiceius* besitzt im adulten Zustande auch eine, allerdings stark rudimentäre Clavicula. Bei den Carinaten wird die Clavicula, die nie Spuren einer Knorpelbildung aufweist, sondern direkt verknöchert (vergl. Lillie, 1940), ebenfalls erst später als wirklich deutlicher Gewebestrang erkennbar. Coracoid und Scapula, die zwar aus einer gemeinsamen Mesenchymverdichtung hervorgehen, verknorpeln beim Emu völlig unabhängig voneinander und vom Humerus (Fig. 5). Auch *Anas* und *Gallus* zeigen in den vorliegenden Präparaten die gleiche Verknorpelungsweise, die ja schon Homes (1924) bei denselben Vertretern eindeutig nachgewiesen und Lillie (1940) beim Hühnchen bestätigt hat. Die Angaben, dass die Verknorpelung von Coracoid, Scapula und Humerus von einem gemeinsamen Zentrum ausgehe (Kulczycki, 1901; Knopfli, 1918, etc.), sind nicht recht verständlich, da wenigstens an meinen Präparaten, auch solchen von noch jüngern Carinatenstadien, an denen eben die ersten Knorpelherde auftreten, überkaupt kein Zweifel an ihrer

getrennten Anlage möglich ist. Für einen 10-tägigen Embryo von *Struthio* gibt Broom (1906) an, Coracoid und Scapula bildeten einen einheitlichen Knorpelstab, weshalb er die gesonderte Verknorpelung dieser Teile ablehnt. Vermutlich handelte es sich bei einem so jungen Ratitenstadium aber erst um die einheitlich erscheinende, prächondrale Gewebeverdichtung. Lindsay (1885) hatte ja bei angeblich jüngern Stadien desselben Vogels die getrennte Anlage und die kurz darauf erfolgende Vereinigung von Coracoid und Scapula beschrieben. Somit verhalten sich also auch die bisher beschriebenen Ratiten gleich wie die Carinaten. Die im adulten Zustande einheitliche Coracoscapula ist auch bei ihnen aus zwei selbständigen Elementen hervorgegangen und stellt somit auf keinen Fall ein primitives, reptilienartiges Merkmal dar, wie Lowe (1928) annimmt. Das Coracoid erscheint beim Emu-Keimling als ein kurzer, dicker Knorpelstab, dessen distales, verbreitertes Ende noch nicht mit der Sternalleiste in Verbindung steht. Gegenüber dem adulten Zustand bleibt die Länge etwa gleich, während bei *Anas* eine Streckung auf mehr als das Doppelte erfolgt (s. nachstehende Tabelle). Die relative Kürze des Coracoids ist nach Fuerbringer (1888) für die Ratiten ein typisches Merkmal und darf, da sich auch die Reptilien durch kurze, dicke Coracoide auszeichnen, vielleicht als primitiv gelten.

Schultergürtel: Relative Längen (in Dorsalwirbeleinheiten).

	Coracoid	Scapula	Humerus	Ulna
Dromiceius,				
15-tägiger Embryo	1,6	2,2	2,9	1,5
adult (Fuerbringer, 1888)	1,5	4,5	2,6	—
Anas,				
8½-tägiger Embryo . . .	2,5	4,75	4,8	4,4
adult (Fuerbringer, 1888)	5,3	7,1	8,6	—

Weder ein Processus procoracoideus noch sonst irgend welche Fortsätze sind am Coracoid auf diesem Embryonalstadium vorhanden. Solche fehlen auch der Scapula, die im Vergleich zur langen, säbelförmigen Gestalt bei Carinaten beim Emu schwach gekrümmt und nur kurz ist (vergl. Tabelle und Fig. 5), was nach Nauck (1930*a*) ebenfalls für sämtliche adulten Ratiten charakteristisch sein soll. Der Coracoscapularwinkel, der auf diesen

frühen Embryonalstadien allerdings nicht eindeutig bestimmt werden kann (ich betrachte nur den Winkel, den die beiden Knorpel mit ihren zusammenstossenden Enden einschliessen), beträgt bei *Dromiceius* ca. 120°, bei *Anas* ca. 105° und bei *Gallus* ca. 95°. Bei *Dromiceius* ist er somit kleiner als im adulten Zustande (nach Fuerbringer, 1888, 135°). Die Carinaten zeigen gerade das umgekehrte Verhältnis (*Anas* adult 63°, *Gallus* adult 62°). Wie Nauck (1930*b*) dargelegt hat, erfolgt bei den Ratiten von der Embryonalzeit an bis zum erwachsenen Zustand eine stetige Vergrösserung des Winkels. Die Carinaten machen dieselbe bis zum Schlüpfen ebenfalls durch (*Gallus* bis 138°). Dann aber nimmt der Coracoscapularwinkel wieder ziemlich rasch ab. Offenbar hängt diese Abnahme mit der nun eintretenden Flugfähigkeit zusammen und ist somit rein funktionell bedingt, weshalb sie bei den Ratiten ausbleibt. Nach meinem Erachten spricht diese Eigentümlichkeit der straussartigen Vögel in keiner Weise gegen ihre Ableitung von flugfähigen Vorfahren, da doch beide, Ratiten und Carinaten, bis zum Ausschlüpfen dasselbe Verhalten aufweisen. Nach Nauck (1930*b*) wäre allerdings nach diesem Merkmal eine ausserordentlich frühe phylogenetische Divergenz der Carinaten und Ratiten anzunehmen.

Die relative Länge des Humerus hat beim Embryo von *Dromiceius* bereits den Wert erreicht, den der adulte Vogel aufweist, ein Hinweis mehr darauf, dass die Weiterentwicklung der Vorderextremität frühzeitig gestoppt wird. Die Humeruslänge bleibt deshalb im Vergleich zum entsprechenden Entenkeimling gering. Bei diesem verdoppelt sie sich beinahe bis zum ausgewachsenen Zustande (vergl. Tabelle). Das proximale Ende des Humerus liegt seitlich von der spätern Vereinigungsstelle von Coracoid und Scapula. Wie schon erwähnt, verknorpelt er sowohl beim Emu wie bei den untersuchten Carinaten völlig unabhängig vom primären Schultergürtel. Seine Verknorpelung eilt gegenüber den Elementen desselben voraus, worauf schon Knopfli (1918) hingewiesen hat. Er weist die Form eines geraden, ziemlich dicken Knorpelstabes auf, an dem noch keine weitern Differenzierungen wahrnehmbar sind.

Ulna und Radius erscheinen beim Emu-Keimling als zwei unter einem Winkel von 19° divergierende, ungefähr gleich lange und gleich dünne Stäbe, deren Verknorpelung ebenfalls ganz unabhängig

erfolgt ist. Der erwachsene Emu zeigt im relativen Grössenverhältnis der beiden Knochen dasselbe Verhalten wie schon sein 15-tägiger Embryo. Bei den Keimlingen von *Anas* und *Gallus* sind diese beiden Skelettelemente einander parallel und beträchtlich länger. Zudem übertrifft hier die Elle die Speiche an Mächtigkeit. Sie ist etwas länger als diese und fast doppelt so dick, ein Zustand, der nach STRESEMANN (1927-1934) für die erwachsenen Carinaten typisch ist und davon herrührt, dass die Elle den Armschwingen als Stütze dient.

Bei der Beschreibung der Skelettanlagen der Hand halte ich mich im allgemeinen an die Bezeichnungen, die STEINER (1922) verwendet und die auch STRESEMANN (1927-1934) übernommen hat. Gegenüber den entsprechenden Carinatenstadien (*Gallus*, *Anas*, *Anser*) ist die Entwicklung beim 15-tägigen Emu-Keimling noch ziemlich im Rückstand, was offenbar mit der auffälligen, schon so frühzeitig erkennbaren Reduktion der gesamten Flügelanlage des letzteren im Zusammenhang steht. So hat noch kein einziges Skelettelement der ganzen Hand von *Dromiceius* das Knorpelstadium erreicht. Von allergrösster Bedeutung erweist sich dagegen die Tatsache, dass bei ihm dieselben Elemente, und zwar in der gleichen, charakteristischen Lage wie im Carinatenflügel auftreten. Ihre Anordnung lässt insbesondere eine deutliche ulnare Abduktion erkennen, die bei den Vögeln unzweifelhaft eine Folge der Erwerbung der Flugfähigkeit darstellt. Diese Übereinstimmung zwischen einem Ratiten und den Carinaten in der Lage der Skelettelemente der Hand beweist eindrücklichst, dass die Flugunfähigkeit von *Dromiceius* eine sekundäre Erscheinung und die kümmerliche Entwicklung der Flügel ein Merkmal fortschreitender Reduktion ist, worauf DUERDEN (1920) bei *Struthio* ebenfalls schon hingewiesen hat.

Im Einzelnen lässt sich feststellen, dass das untere Ende des Radius sich beim 15-tägigen Emu-Embryo auf seiner Aussenseite in eine spitz zulaufende Gewebeverdichtung fortsetzt (Fig. 6). Es handelt sich um die gemeinsame Anlage von Praepollex und Radiale. In der Verlängerung der Speiche liegt ein grosses, freies, rundliches, prochondrales Element, das von den frühern Untersuchern (z.B. ROSENBERG, 1873; W. K. PARKER, 1889; ZEHNTNER, 1890; NORSA, 1895; BROOM, 1906; SIEGLBAUER, 1911; PREIN, 1914; STEINER, 1922) im Sinne GEGENBAUR's (1864) als Radiale

bezeichnet wurde. Da nun aber nach der neuern Auffassung von Steiner (1934, vergl. Fig. 7) das Radiale in der Anlage zum Praepollex steckt, kann es sich um nichts anderes als um ein Centrale, und zwar um das Centrale radiale distale handeln. An seiner Innenseite liegen eine kleinere, selbständige, ebenfalls vorknorpelige Bildung, das Centrale radiale proximale, und zwischen diesem und dem distalen Ende der Ulna als eine rudimentäre, rundliche Gewebeverdichtung das Intermedium. Vor diesem befindet sich eine weitere, ziemlich grosse, etwas schräg gestellte, einheitliche, recht scharf abgegrenzte Gewebeverdichtung, die als die gemeinsame Anlage des Centrale ulnare proximale und des Centrale ulnare distale aufgefasst werden muss. In der Verlängerung der Ulna, jedoch schon deutlich nach hinten abduziert, namentlich im Lageverhältnis zum Carpale 4, erkennt man das rundliche, gut differenzierte, prochondrale Ulnare. An die laterale Seite des untern Endes der Elle setzt eine nach vorne und auswärts gerichtete, palmarwärts verlagerte, dichte Gewebesäule an. Steiner hielt sie 1922 für den stark abduzierten Metacarpus V, nimmt jedoch 1934 an, dass in ihr neben diesem Bestandteil noch das Carpale 5 und vor allem das Pisiforme enthalten seien. Von den Carpalia legen

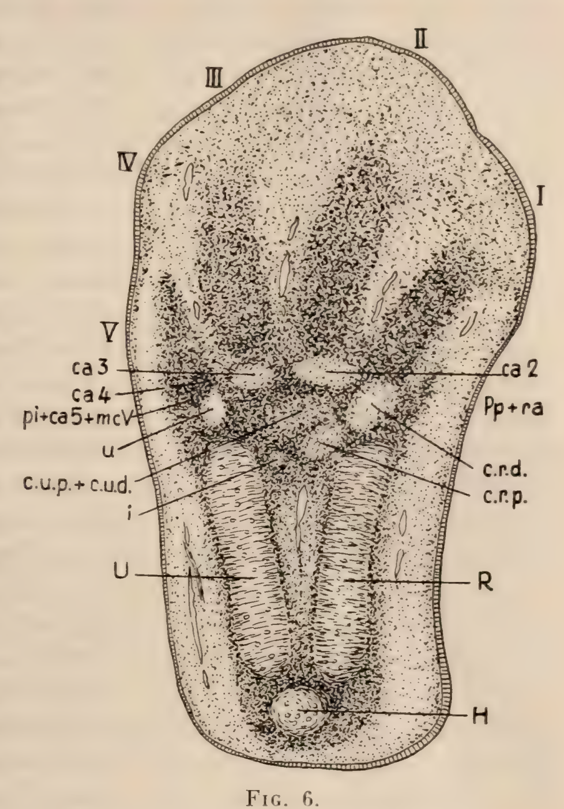


Fig. 6.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Flügels. (Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 37×

sich als selbständige Elemente nur das 2., 3. und 4. an. Das 1. ist wahrscheinlich als sehr kümmerliches Element von Anfang an mit dem Metacarpus I verschmolzen. Die Carpalia 2 und 3 erscheinen als ziemlich grosse, prochondrale Gewebekerne an der Basis der dazugehörigen Metacarpalia. Carpale 4 ist infolge der ulnaren Abduktion nur andeutungsweise als Rudiment in der Basis der Gewebeverdichtung des IV. Fingerstrahles erkennbar. Die Metacarpalia I-III fallen durch ihre kräftige Ausbildung auf. Es sind dicke, vorknorpelige Gewebestränge, deren distales Ende in eine verbreiterte Wachstumszone ausläuft. Metacarpale I liegt in der bogenförmigen Verlängerung des Radius. Metacarpale II zeigt diese radialwärts gerichtete, eigentümliche Krümmung ebenfalls sehr deutlich, während Metacarpale III gerade gestreckt ist. Metacarpale IV erweist sich als ein bedeutend kürzerer und dünnerer prochondraler Strang, der sich in eine Spitze verjüngt und gegenüber der Ulna deutlich nach hinten abduziert ist. Von den Phalangen ist noch nirgends eine Spur zu entdecken.

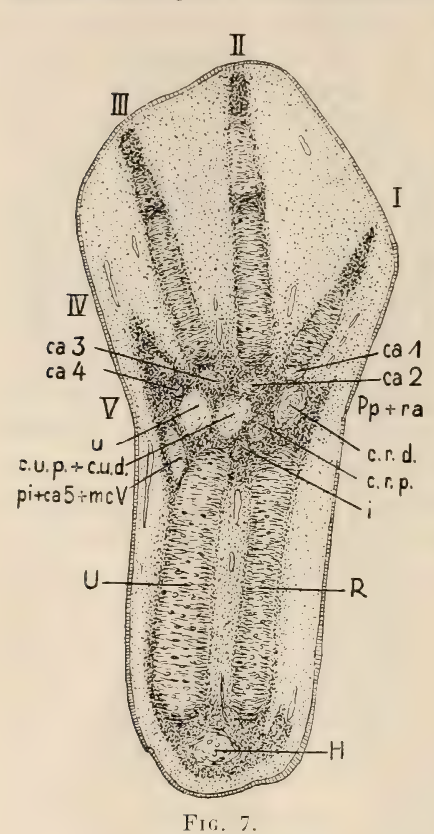


Fig. 7.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Flügels.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 21 ×

Demgegenüber zeigt ein entsprechendes Carinatenstadium, z.B. ein 8½-tägiger Embryo von *Anas* (Fig. 7), eine bedeutend weiter fortgeschrittene Entwicklung des Handskelettes: So treten hier, nur um die beiden auffälligsten Unterschiede in dieser Hinsicht zu nennen, Knorpelgewebe und Phalangen auf. Radiale und Praepollex entsprechen der betreffenden Bildung bei *Dromiceius*. Die beiden Centralia radialia und das Intermedium sind dagegen verknorpelt,

doch noch als selbständige Bildungen wahrzunehmen. Die Centralia ulnaria heben sich als besonders helles Knorpelzentrum deutlich hervor und lassen gerade durch diese Differenzierung (vergl. Steiner, 1922) ihre spätere völlige Reduktion zum voraus erkennen. Für das grosse Ulnare gilt dasselbe. In der einheitlichen, wie beim Emu palmarwärts von der Ulna gelegenen Gewebeverdichtung, die das Pisiforme, das Carpale 5 und das Metacarpale V umfasst, tritt bei *Anas* am Grunde ein längliches, spitzes Knorpelelement auf, das sich später offensichtlich zum ulnaren Carpalknochen des Handskelettes des adulten Vogels entwickelt. Nach Steiner (1922) muss diese starke Ausbildung als eine sekundäre, progressive Entwicklung betrachtet werden. Die Carpalia treten gerade ins Knorpelstadium ein. Das 1. ist von seinem Metacarpale kaum abgegliedert und höchstens andeutungsweise erkennbar, das 2. und 3. sind ebenfalls relativ klein, jedoch selbständig. Das 4. tritt als ganz kleine, undeutliche Gewebeverdichtung distal vom äussern Rand des Ulnare auf. Das Metacarpale IV weist gleichfalls nur eine ganz geringe Grösse auf, was gleicherweise wie seine hier sehr stark ausgeprägte postaxiale Lage durch die ulnare Abduktion bewirkt wurde. Als kräftigstes und längstes Metacarpale erscheint das II., es folgt das III. und dann das I. Alle drei sind verknorpelt. Dem I. sitzt eine vorknorpelige Phalange auf, das II. und III. besitzen deren 2, von denen nur die distalen noch vorknorpelig sind.

Glücklicherweise konnte das Flügelskelett des ältern Emu-Keimlings ebenfalls noch untersucht werden (Fig. 8). Seine Entwicklung hat sich dem adulten Zustand ganz beträchtlich genähert. Der spitze Winkel von 64° zwischen Humerus und Radius erinnert an den stark angezogenen und zusammengeklappten Flügel der Carinaten. Elle und Speiche haben sich beträchtlich gestreckt und laufen nun parallel, doch bleibt die Ulna in ihrer Dickenentwicklung beträchtlich hinter dem Radius zurück. Einzig das distale Ende der ersteren krümmt sich in auffälliger Weise nach auswärts gegen den hintern Flügelrand, wodurch auch hier die ulnare Abduktion eindeutig zum Ausdruck kommt. Sie prägt sich ferner in der allgemeinen Richtung der Skelettelemente der Hand aus, die gegenüber der gemeinsamen Längsachse von Ulna und Radius nach hinten abgewinkelt sind. Bei den Carinaten tritt allerdings diese Erscheinung in noch viel stärkerem Masse auf und bildet ein

charakteristisches Merkmal. Die Verknorpelung hat nun auch beim Emu auf das Handskelett übergegriffen, doch machen sich im Bereiche des Carpus auffällige Reduktionserscheinungen bemerkbar. Immerhin können noch mehrere, zum Teil eben verknorpelnde Elemente nachgewiesen werden. Der Befund von W. K. PARKER (1888), den Embryonen von *Dromiceius* fehlten selbst Spuren von Carpalelementen, trifft somit erst für noch ältere Stadien zu. Beim vorliegenden Exemplar kann selbst die gemeinsame Praepollex-Radiale-Anlage ohne Schwierigkeit wahrgenommen werden. Die Centralia radialia sind zwar zu einem einzigen prochondralen Band mit einem dickern äussern Ende verschmolzen; doch lassen sich das distale und das proximale Element als verdichtete Gewebekerne noch immer deutlich unterscheiden. Vom Intermedium hat sich bloss noch ein schwacher Schatten auf der Innenseite der Ulna erhalten. Eine kleine Aufhellung am distalen Ende derselben stellt wohl den letzten Rest des verschwindenden Ulnare dar, während sich der Gewebestrang, der aus dem Pisiforme und den Elementen des V. Fingers hervorgegangen ist, in gleich starker Ausbildung wie früher erhalten hat. Auch der IV. Fingerstrahl ist noch deutlich und ziemlich gross. Eine vorknorpelige Bildung in ihm dürfte am ehesten dem Metacarpale IV entsprechen, während das Carpale 4, das ja früher

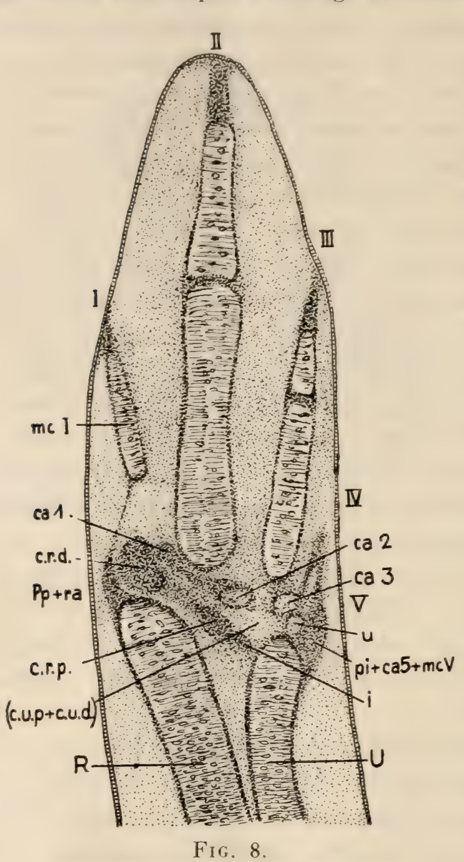


FIG. 8.
Dromiceius, ca. 20-täg. Embryo.
Skelettanlage des rechten Flügels.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 25×

schon sehr klein war, wohl völlig verschwunden ist. Charakteristisch für diesen Strang und für denjenigen des V. Fingerstrahles ist ihre Lage. Sie bilden die gegen den Hinterrand des Flügels gerichtete bogenförmige Fortsetzung der Elle und demonstrieren so aufs schönste die einmal vorhanden gewesene ulnare Abduktion. Carpale 3 erscheint als eine eher kleine, rundliche, eben verknorpelnde Bildung. Ein schmales, ziemlich dichtes Gewebeband an der Basis des Metacarpale II dürfte zur Hauptsache aus dem Carpale 2 hervorgegangen sein. Man sieht in ihm in der Nähe des innern Endes noch einen deutlichen, verknorpelnden Gewebekern. Auf der Aussenseite endet es in einer kleinen, sehr dichten Verbreiterung, die vielleicht als Carpale 1 anzusprechen ist. Die Centralia ulnaria sind offenbar vollständig reduziert worden, denn man findet an ihrer ursprünglichen Stelle nur noch einen grossen, hellen Hof aus lockerem embryonalem Bindegewebe. Das dünne, längliche Metacarpale I, das eben verknorpelt, ist weit vom Carpus durch eine ziemlich breite Lücke getrennt. Ein entsprechendes Verhalten kann im Fuss für das Metatarsale I nachgewiesen werden, das somit in beiden Fällen typisch ist für die sekundär eintretende Reduktion des randständig gelegenen I. Finger-, resp. Zehenstrahles. Ausserordentlich kräftig hat sich das Metacarpale II entwickelt. Es ist lang, dick und stark verknorpelt. Es bleibt als einziges Metacarpale auch im adulten Zustand bestehen, während sich vom Metacarpale III, das auf diesem Stadium ebenfalls noch gut entwickelt und sogar knorpelig ist, nur ein kleiner Auswuchs an der Basis des II. erhält. Diese beiden Mittelhandknorpel tragen je 2 Phalangen, von denen die proximalen allein verknorpelt sind. Sie bleiben nach W. K. Parker (1888) am II. Finger dauernd erhalten.

Die Carinatenstadien, die dem ältern Emu-Keimling entsprechen, zeigen wohl im Hinblick auf die spätere Funktionsfähigkeit ihrer Flügel eine weniger weit fortgeschrittene Reduktion der Anlagen ihres Handskelettes. So reicht vor allem der kräftige Mittelhandknorpel I bis zum Carpus hinab. Im übrigen verweise ich auf Figur. 6 bei Steiner (1922), die eine nur wenig jüngere Entwicklungsstufe festhält, und auf seine neuere Deutungsweise, 1934, Fig. 7.

2. Beinskelett.

Der Beckengürtel ist beim jüngern Embryo von *Dromiceius* sowie bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus* noch in

keinerlei Verbindung mit den Sacralwirbeln getreten. Offenbar geht er zusammen mit dem Femur aus einer einheitlichen, mehr oder weniger homogenen Gewebeverdichtung hervor. Die Verknorpelung seiner Elemente und des Femurs erfolgt jedoch im Gegensatz zur Gadow'schen Beschreibung (1891) nicht von einem gemeinsamen Zentrum aus, sondern völlig unabhängig voneinander. Meine diesbezüglichen Befunde decken sich völlig mit denjenigen von Lebedinsky (1913). Wie bei den Carinaten besitzen auch beim Emu Ilium, Ischium und Pubis selbständige Knorpelzentren. Die Verwachsung dieser Elemente untereinander scheint in dieser Reihenfolge stattzufinden: Zuerst vereinigt sich das Ischium an seinem proximalen Ende mit dem Ilium, dann das Pubis mit dem Ilium und schliesslich verwachsen die proximalen Enden von Pubis und Ischium miteinander.

Das Ilium zeigt bei *Dromiceius* eine weit mächtigere Entfaltung als bei den entsprechenden Stadien von *Anas* und *Gallus*. Diese Eigentümlichkeit bleibt auch im adulten Zustande bestehen, was Fuerbringer (1888) mit der erhöhten Anforderung an die Leistungsfähigkeit des Beckens bei den Ratiten in Zusammenhang bringt. Es bildet eine sagittal gestellte, vorne und hinten abgerundete, halbmondförmig gebogene Platte, deren präacetabularer Teil wie beim adulten Tier etwa gleich lang ist wie der postacetabulare. Ihre Gesamtlänge in Dorsalwirbeleinheiten beträgt 5,5, ihre grösste Höhe 2,5. Die Krümmung entspricht derjenigen der benachbarten Region der Wirbelsäule. Bei *Anas* ist die allgemeine Form recht ähnlich; die entsprechenden Masse sind aber viel kleiner, nämlich 2,8 und 1,0. Bei den Keimlingen des Emu und der untersuchten Carinaten zieht das Pubis als ein ziemlich langer, dünner und nach vorne leicht konvexer Knorpelstab ungefähr senkrecht zur Längsachse des Iliums ventralwärts. Es ist bei *Dromiceius* kräftiger entwickelt. Beinahe parallel zu ihm verläuft das gleich lange und gleich dicke Ischium, dessen Krümmung aber nach hinten konvex ist. Die distalen Enden der beiden Knorpelspangen, die in derselben Sagittalebene liegen, nähern sich einander. Bekanntlich drehen sie sich dann im Laufe der weitern Embryonalentwicklung um das dorsal von ihren proximalen Enden gelegene Acetabulum wie um einen Angelpunkt nach hinten. Bei den Carinaten erreichen sie eine zum Ilium parallele Lage. Bei den adulten Ratiten dagegen bleibt noch ein spitzer Winkel zwischen der

Längsachse des Iliums und derjenigen von Pubis und Ischium bestehen, was seinerzeit MEHNERT (1888) als ein primitives Merkmal bewertet hat. Bei *Archaeopteryx* ist er mit 45° am grössten. Der Processus pectinealis ist besonders gut bei *Dromiceius* zu erkennen. Wie bei den Carinaten-Embryonen stellt er auch hier einen kleineren, nach vorne gerichteten, spitz zulaufenden Knorpelfortsatz des ventralen, präacetabularen Teils des Iliums dar. Mit MEHNERT (1888) und LEBEDINSKY (1914) halte ich ihn für eine sekundäre, nur dem Vogelbecken zukommende Bildung. Offenbar hat er sich als Ansatzstelle kräftiger Lauf- und Springmuskeln am Ilium zu einem besondern Fortsatz entwickelt. Die Ansicht von BOAS (1930), dass er dem gut ausgebildeten Praepubis der Ornithischia homolog sei, erscheint durch seine frühzeitige knorpelige Entstehung vom Ilium aus widerlegt zu sein. Wäre er ein ursprüngliches Praepubis, so müsste er doch wenigstens auf diesen frühen Embryonalstadien als eine Fortsatzbildung des Pubis auftreten.

Das Femur ist sowohl beim Keimling von *Dromiceius* mit ca. 5, als auch bei demjenigen von *Anas* mit ca. 5,5 Dorsalwirbellängen ein ziemlich langer, gerader, im Querschnitt etwas ovaler Knorpelstab. An seiner dünnsten Stelle misst er immer noch mehr als eine Dorsalwirbellänge und erweist sich damit als kräftigstes Knorpelskelettelement der freien Gliedmassen. Sein proximales Ende liegt am Acetabulum und ist nur wenig verdickt. Er verläuft in ungefähr ventraler Richtung unter einem halben rechten Winkel schräg nach vorn und aussen und verdickt sich an seinem distalen Ende zu einem ansehnlichen Gelenkkopf, an dem man deutlich auf der tibialen und der fibularen Seite je einen Condylus erkennen kann. Die Verknorpelung erfolgt unabhängig von der des Beckengürtels und schreitet ihr voran.

Von der Patella können auf dieser Entwicklungsstufe erwartungsgemäss noch keinerlei Anzeichen bemerkt werden.

Ebenfalls unabhängig geht die schon recht weit fortgeschrittene Verknorpelung der Tibia und der Fibula vor sich. Diese beiden Skeletteile verlaufen fast parallel und sind ungefähr gleich lang, bei *Dromiceius* ca. 5,7, bei *Anas* ca. 6 Dorsalwirbeleinheiten. HEILMANN (1926) macht auf diese Tatsache bei den Vogelembryonen aufmerksam, denn *Archaeopteryx* zeigte schon das gleiche Verhalten. Beim adulten rezenten Vogel ist hingegen die Fibula wenigstens teilweise mit der Tibia verschmolzen und kürzer als

diese. Dagegen wird embryonal die Tibia viel kräftiger, beim Emu etwa 2 mal, bei der Ente und beim Huhn ca. 1 ½ mal so dick als die noch völlig freie Fibula angelegt. Ferner zeigt sie schon einen deutlichen proximalen und einen schwächern distalen Gelenkkopf. Auch ist ihr unteres Ende leicht gegen die Fibula hin abgebogen. Diese verjüngt sich gleichmässig von oben nach unten und besitzt keinen eigentlichen Gelenkkopf.

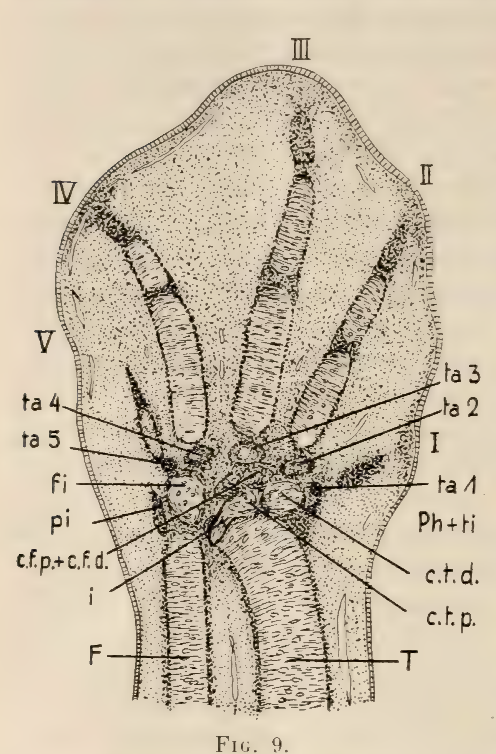


Fig. 9.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 21 ×

Die Anlage des Fussskelettes zeigt beim 15-tägigen Emu-Keimling noch ein recht ursprüngliches Verhalten. In der Zahl und Anordnung der Elemente lässt sich derselbe Grundplan wie beim Flügel erkennen; nur tritt hier selbstverständlich die ulnare Abduktion nicht in Erscheinung. Die Reduktion von Zehenstrahlen schreitet dagegen von beiden Seiten gegen die Mitte des Fusses zu (Fig. 9). Es lassen sich nun in der embryonalen Fusskelettanlage der Vögel eine grössere Anzahl selbständiger Elemente nachweisen als dies früheren Untersuchern derselben gelungen ist (vergl. z.B. Gegenbaur, 1864; Morse, 1874; Baur, 1883; Gadow, 1891; T. J. Parker, 1891; Broom, 1906 und Sieglbauer, 1911). Eindeutig können beim Emu die Zehenstrahlen I-V wahrgenommen werden (Fig. 9). Ausserdem zieht vom untern lateralen Ende der Tibia eine kleine, einheitliche, sich zuspitzende Gewebeverdichtung schräg nach aussen. Sie repräsentiert den in Rückbildung begriffenen Praehallux und enthält wahrscheinlich im proximalen Abschnitt die Reste

des eigentlichen Tibiale (vergl. bezüglich der Bezeichnungen die von Steiner, 1934, in Fig. 6 für die embryonale Fusskelettanlage eines Crocodiliers gegebene Terminologie). Desgleichen sieht man distal und lateral der Fibulaendigung eine längsverlaufende, schmale Gewebeverdichtung, die als Pisiforme (Postminimus) und somit als Überrest eines VI. Zehenstrahles zu deuten ist. In der direkten Verlängerung der Fibula liegt das unabhängig verknorpelte, grosse und rundliche Fibulare. Direkt distal vom Tibiaende befindet sich ein weiteres grosses und selbständiges Knorpelelement, das von den bisherigen Untersuchern immer für das echte Tibiale gehalten wurde (Tritibiale Sieglbauer's, 1911). Es steht quer zur Längsachse des Fusses und ist distalwärts leicht konvex gebogen und etwa dreimal breiter als lang. An ihm lassen sich im mikroskopischen Bild zwei Teile erkennen, die wie durch einen Schatten voneinander getrennt sind. Der auf der Halluxseite gelegene Teil ist dicker. Es muss sich um das Centrale tibiale distale handeln, während der andere Teil das Centrale tibiale proximale darstellt. Auf seiner fibularen Seite verschmälert es sich, biegt sich zurück und dringt auf der Oberseite der Tibia zwischen diese und die Fibula ein. Seiner Lage nach gibt sich dieser Fortsatz unzweideutig als das Intermedium zu erkennen. Morse (1880) deutete diesen Processus ascendens ebenfalls schon als Intermedium. Baur (1883) lehnte diese Deutung jedoch ab und betrachtete diesen Fortsatz nur als eine sekundäre Bildung, die der mechanischen Festigung des Tibiotarsus dienen sollte. Sein Einwand, das Intermedium sei schon bei den Reptilien klein *(Lacerta)* oder im Tibio-centrale aufgegangen (Schildkröten, Krokodile) und könne deswegen bei den Vögeln nicht wieder selbständig werden, fällt dahin, weil die erwähnten Formen alle embryonal ein gegenüber den Vögeln sehr viel grösseres, selbständiges Intermedium zur Entwicklung bringen (vergl. Steiner, 1934). Auch Sieglbauer (1911) sieht im Processus ascendens ebenfalls zur Hauptsache das Intermedium. Broom (1906) fand es beim 10- und 11-tägigen Straussenkeimling noch als selbständiges Knorpelelement vor. Das gesamte grosse Knorpelstück am Tibiaende ist somit aus dem Intermedium und den beiden Centralia tibialia hervorgegangen. Distal vom Mittelstück dieses Knorpelelementes befindet sich eine weitere querverlaufende, dünne, nicht sehr auffällige, unverknorpelte Gewebeverdichtung. Auf der fibularen Seite ist auch sie etwas zurückgekrümmt.

Obwohl an ihr keinerlei Trennung angedeutet ist, ist sie offenbar durch Verwachsung des proximalen und des distalen Centrale fibulare entstanden.

An der Basis der entsprechenden Zehenstrahlen sind alle 5 Tarsalia vorhanden. Das 1. ist ziemlich schwer zu erkennen, da es sehr klein, unverknorpelt und recht undeutlich differenziert ist. Es liegt vorne und seitlich am tibialen Centraliaknorpel. Das 2. Tarsale ist grösser und beginnt gerade zu verknorpeln. Am grössten ist das 3. Tarsale, etwas kleiner das 4. Beide sind bereits ein wenig verknorpelt, und zwar völlig unabhängig voneinander. Das 5. Tarsale ist beim Emu-Keimling klein, doch sogar deutlicher wahrnehmbar als das 1. Man findet es direkt am distalen Ende des Fibulare. Mit Ausnahme des I. und V. ist die Verknorpelung der Metatarsalia weit fortgeschritten. Sie erfolgt in jedem unabhängig. Auch die Phalangen enthalten zum Teil schon eigene Knorpelzentren. Das vorknorpelige Metatarsale I erweist sich als am wenigsten entwickelt. Es ist nur kurz und ziemlich dünn und reicht nicht bis zu seinem Tarsale hinab, sodass dazwischen eine Lücke aus gewöhnlichem Bindegewebe bestehen bleibt (vergl. das auf Seite 342 über den I. Finger im Emuflügel Gesagte). Es divergiert gegenüber dem II. nach der präaxialen Seite unter einem Winkel von etwa 45°, zeigt somit eine schon deutlich erkennbare Opposition und ist gegen die Plantarseite verlagert. Metatarsale II ist fast dreimal so lang und dick und bildet wie die restlichen Metatarsalia die unmittelbare Fortsetzung des zugehörigen Tarsale. Das III. verläuft mit dem II. beinahe parallel. Es ist noch beträchtlich länger und dicker als dieses. Am längsten erscheint das IV., das gegenüber dem vorhergehenden nach der postaxialen Seite des Fusses divergiert. Metatarsale V ist ungefähr parallel mit dem IV., jedoch viel kürzer und vor allem viel dünner als dieses. Ferner setzt in ihm die Verknorpelung erst ein. Es fällt auf, dass es zwar dünner, aber beträchtlich länger als das Metacarpale I ist. Zudem besitzt es noch eine lange, dünne, vorknorpelige Phalange, die dem Hallux völlig abgeht. Die V. Zehe erreicht somit beim Emu-Embryo unbedingt eine höhere Entwicklung als die I. Die Zahl der Phalangen der übrigen Zehenstrahlen beträgt je 2. Die proximale Phalange ist viel länger und beginnt eben zu verknorpeln, während die distale kurz ist und eine dichte prochondrale Gewebeverdichtung darstellt. Auffällig ist die Anordnung der beiden Zehenglieder des

IV. Strahles, die zusammen einen postaxialwärts gerichteten Bogen beschreiben, ein Verhalten, das ausserordentlich an die bei den Reptilien bogenförmig nach rückwärts gerichtete, längste IV. Zehe des Fusses erinnert, wie denn im Gesamten auf die geradezu überraschende Gleichheit des Aufbaues und der Zusammensetzung des Fusskelettes hingewiesen sei, welche namentlich zwischen der embryonalen Fussanlage des Emu und jener eines Crocodiliers *(Caiman)* besteht (vergl. Steiner, 1934).

Die Verhältnisse beim entsprechenden Stadium von *Anas* gleichen weitgehend den bei *Dromiceius* beschriebenen. Zum grössten Teil können dieselben Elemente gefunden werden. Auch die Anordnung stimmt im allgemeinen überein (Fig. 10). Praehallux und Tibiale erscheinen ebenfalls als eine vom lateralen Tibiaende schräg nach vorn und aussen gerichtete, ziemlich lange und sich verjüngende Gewebeverdichtung. Dagegen fehlt der Überrest des Pisiforme. Das Fibulare ist gross, rundlich, verknorpelt. Als die grössten Elemente des Tarsus erscheinen die im Verknorpelungsprozess begriffenen Centralia tibialia, deren Lage die gleiche wie bei *Dromiceius* ist. Bei *Anas* sind sie jedoch noch völlig voneinander getrennt und eher noch mächtiger, besonders das distale, welches etwas weiter vorne als das proximale liegt. Von der Fibularseite des letzteren zieht sich ein sehr dünnes, dichtes Bindegewebsband zwischen Tibia und Fibulare hindurch nach hinten gegen die Fibula hin, das Rudiment des in starker Rückbildung begriffenen Intermediums.

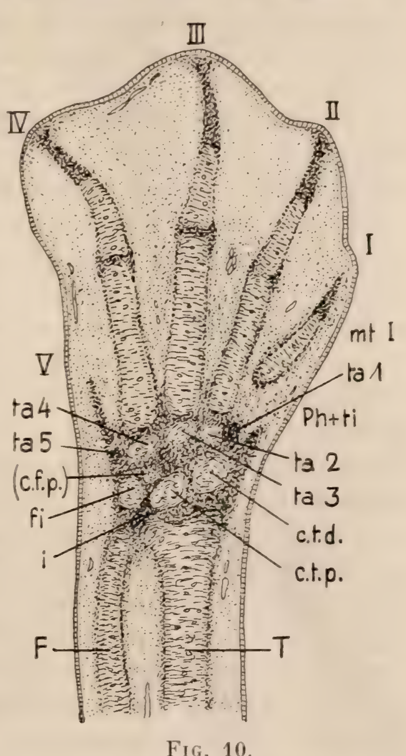


Fig. 10.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 12×

Von den Centralia fibularia scheint nichts mehr vorhanden zu

sein. Vielleicht kann ein kleiner, heller Fleck vorne an der tibialen Fläche des Fibulare als letzter Rest des Centrale fibulare proximale gelten. Die Tarsalia verknorpeln unabhängig voneinander. Das 2., 3. und 4. sind gross und schon ziemlich verknorpelt. Sie liegen nebeneinander am Grunde der entsprechenden Metatarsalia. Das 1. ist neben dem 2. als kleine, unverknorpelte Gewebeverdichtung zu erkennen. Das 5. entspricht in Grösse und Entwicklung dem 1. und befindet sich neben dem 4. vor dem Fibulare. Zwischen dem Metatarsale I und dem Tarsale 1 besteht wie beim Emu ein sehr grosser Zwischenraum. Das Metatarsale I ist jedoch bei der Ente lang, dick und stark verknorpelt. Es ist ungefähr gleichgerichtet wie beim Emu und zeigt gleichfalls eine deutliche Oppositionsstellung, die nur im Hinblick auf den mit einer Greifzehe versehenen Sitzfuss eines arboricolen Vorfahrens verständlich wird. Die Metatarsalia II-IV sind lange, recht dicke Knorpelstäbe. Sie divergieren nur wenig. Der mittlere, gleichzeitig der längste und kräftigste, verläuft ziemlich in der Längsachse des Unterschenkels. Der V. Strahl zeigt gegenüber den andern eine kümmerliche Ausbildung. Er ist sehr dünn, recht kurz und erreicht im Gegensatz zum Emu wohl nie das Knorpelstadium. Auch fehlt dieser zurückgebildeten Zehe hier umgekehrt eine Phalangenanlage, während dem Metatarsale I eine solche aufsitzt. Diese Entwicklung ist typisch für den Carinatenfuss, dessen Ausgangsform, nach dem Fusse von *Archaeopteryx* zu schliessen, der Sitz- oder Baumfuss gewesen sein muss. Bei diesem bleibt im typischen Falle im adulten Zustande die I. Zehe als eine nach rückwärts gewendete Zehe bestehen, während die V. schon sehr frühzeitig vollständig zurückgebildet wurde. Die Tatsache nun, dass beim Emu-Keimling die I. Zehe stärker reduziert ist als die V., ist ein sehr starkes Argument für die Annahme, dass beim Emu die Abzweigung vom flugfähigen Vogelstamm und die Anpassung an die terrestrische Lebensweise und damit die Reduktion der I. Zehe schon sehr frühzeitig eintrat, und zwar zu einer Zeit, da im Sitzfuss des gemeinsamen Vogelahnen die V. Zehe noch relativ gut entwickelt gewesen sein muss. Die mittleren Metatarsalia tragen beim Entenkeimling je zwei Phalangen, von denen die proximale kräftig und verknorpelt, die distale dünn und erst vorknorpelig ist. Diejenigen der IV. Zehe fallen wiederum durch ihre starke Krümmung nach hinten auf.

Auch beim Fuss konnte der ältere Embryo von *Dromiceius*

verwendet werden. Er zeigt gegenüber dem jüngern Stadium gewaltige Unterschiede (Fig. 11). Vor allem haben sich die Proportionen durch die enorme Streckung der Metatarsalia völlig geändert. Im weitern sind manche Elemente, besonders solche des Tarsus, verschwunden und neue Phalangen erschienen. Im allgemeinen hat eine wesentliche Vereinfachung stattgefunden. Die Tibia dominiert über die Fibula. Sie ist nun mehrmals so dick wie diese. Von Praehallux und Tibiale einerseits und von Pisiforme andererseits findet man keine Spur mehr. Die vereinigten Centralia tibialia bilden dagegen den grössten Knorpel des Tarsus (sog. Astragalus auct.). Die angedeutete Trennung zwischen dem proximalen und distalen Element ist verschwunden. Auch das Intermedium ist wahrscheinlich vollständig verloren gegangen. Am Ende der Fibula hat sich das grosse Fibulare als selbständiger Knorpel erhalten (Calcaneus auct.). Von den Centralia fibularia ist keine Spur mehr zu erkennen. Auch die Reihe der Tarsalia ist in starker Rückbildung begriffen. Das 1. und das 5. sind ganz verschwunden, die 3 mittleren zu einer einzigen, bandartigen Knorpelscheibe vereinigt. Das 3. ist am grössten, das 2. und das 4. stellen nur noch kleine, offensichtlich stark reduzierte Anhängsel desselben dar. Eine sehr starke Reduktion kommt bei den Metatarsalia I und V zur Geltung, indem sich beide nur noch als überaus kleine, dünne Gewebestränge nachweisen lassen. Die ungeheure

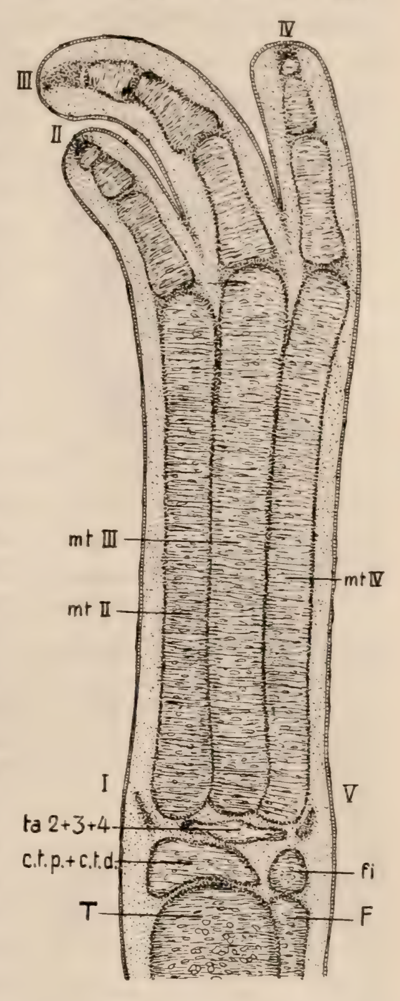


Fig. 11.
Dromiceius, ca. 20-täg. Embryo.
Skelettanlage des rechten Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Schrägschnitten.)
Vergr. 11 ×

Streckung und Kräftigung der Metatarsalia II-IV (späterer Laufknochen) ist bereits erwähnt worden. Der mittlere ist noch etwas stärker als die seitlichen und trägt 4 Phalangen, jene bloss 3. Bei allen Zehenstrahlen ist die 1. Phalange die längste und am weitesten entwikkelte, die 2. länger als die 3. und an der Mittelzehe die 3. wiederum länger als die erst vorknorpelige 4., welche sich als definitives Endglied krallenartig zuspitzt. Die 3. Phalange der II. Zehe zeigt hingegen keine Zuspitzung, obgleich auch sie das definitive Endglied ist.

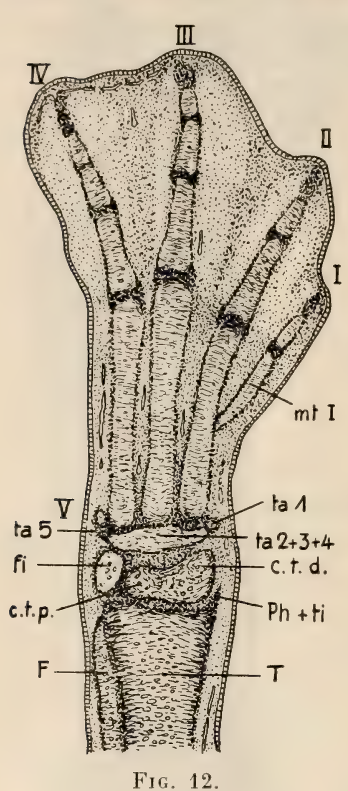


Fig. 12.
Anas, 9 ½-täg. Embryo.
Skelettanlage des linken Fusses.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.)
Vergr. 12×

Beim entsprechenden Stadium von *Anas* (Fig. 12) bestehen im Gesamten dieselben Verhältnisse, doch ist die Reduktion nicht gar so weit fortgeschritten. Ferner liegen hier ganz andere Proportionen vor, da ebenfalls eine weitgehende Annäherung an den adulten und vom Laufbein des Emu so verschiedenen Zustand (Schwimmbein) stattgefunden hat. Die Metacarpalia sind im Verhältnis zum Emu-Keimling bedeutend kürzer. Die Tibia ist viel massiger als die Fibula und lässt noch den Rest des Tibiale + Praehallux in Form eines kleinen Spitzchens sehen. Die Centralia tibialia bilden nun auch einen einheitlichen, grossen Knorpel (Astragalus) wie bei *Dromiceius*. Weitere Übereinstimmungen ergeben sich aus dem Fehlen des Intermediums, dem völligen Schwund der Centralia fibularia, der gleichartigen Ausbildung des Fibulare (Calcaneus) und der Verschmelzung der Tarsalia zu einer einheitlichen Knorpelscheibe. An letzterer lassen sich aber noch alle 5 Elemente nachweisen; allerdings sind das 1. und das 5. sehr klein. Das grösste ist auch hier das mittlere. Von den Metatarsalia ist das V. bis auf einen unscheinbaren Rest am proximalen Ende

des IV. reduziert worden. Das I. dagegen hat sich in seiner typischen Lage und Grösse erhalten, was, wie schon erwähnt, für die meisten Carinaten charakteristisch ist. Es trägt nun sogar die ihm zukommenden zwei Phalangen, von denen die distale jedoch sehr klein und unverknorpelt ist. Die Metatarsalia II-IV divergieren weniger als auf dem jüngern Stadium. Die Phalangenstrahlen weichen dagegen immer noch beträchtlich auseinander. Auch bei *Anas* nimmt die Länge der aufeinanderfolgenden Phalangen nach aussen hin sukzessive ab. An jedem der drei Strahlen stellt die äusserste erst eine bindegewebige Verdichtung dar. Die Phalangenzahl ist vollständig und lautet demnach 3-4-5. Im Ganzen genommen bleibt somit auf späteren Embryonalstufen der typische Carinatenfuss (*Anas*) länger auf seiner ursprünglichen Ausbildung stehen, während der Ratitenfuss (Lauffuss des Emu) eine sich progressiv beschleunigende, einseitige Entwicklung durchläuft, trotzdem er anfänglich den primitiveren Aufbau besitzt.

Auf eine Angabe von Heilmann (1926), der eine grössere Bedeutung beigemessen werden könnte, sei in diesem Zusammenhang mit der Entwicklung des Fusskelettes noch besonders hingewiesen. Er schreibt (p. 24) über *Archaeopteryx:*

„Another curious feature is that the distal tarsals are not discernible, obviously not lost however, as there is no gap in the joint. The only possible explanation is that the distal tarsals have not fused with one another, but each one separately with the upper end of the corresponding metatarsal, a phenomen having no parallel among birds, their embryos, or reptiles.“

Nach dieser Angabe würde *Archaeopteryx* mit dem angeblichen Verhalten der Tarsalia (Verschmelzung mit den Metatarsalia) in der Tat ganz isoliert dastehen und käme deshalb auch nicht als ein direkter Vorfahre der rezenten Vögel in Betracht. Nach meinen Befunden können jedoch die Angaben Heilmann's nicht zutreffen, insbesondere nicht die Deutung, welche er seinen diesbezüglichen Abbildungen gegeben hat. Wie aus der vorhergehenden Beschreibung ersichtlich ist, legen sich bei allen Vogelembryonen wenigstens die mittleren Tarsalia auf frühem Stadium als getrennte, ziemlich grosse Knorpelelemente an. Im Laufe der Entwicklung erfolgt dann ihre gegenseitige Verschmelzung und Reduktion, welche auf noch späteren Stadien sogar so weit geht, dass sie nur noch als eine sehr schmale, Meniscus-ähnliche Knorpelscheibe vorhanden sind. Wahr-

scheinlich geht aus dieser Scheibe der knorpelige Meniscus des Intertarsalgelenkes, den SELENKA (1891) als Cartilago semilunaris bezeichnete, hervor, vielleicht degeneriert sie auch vollständig. Auf jeden Fall ist das, was HEILMANN im Intertarsalgelenk der adulten Carinaten als Tarsalia ansieht und in seiner Fig. 14 D in dieser Weise gedeutet hat, offensichtlich die dreihöckerige proximale Epiphyse des aus den 3 mittleren verschmolzenen Metatarsalia hervorgegangenen Laufknochens. Die wirklichen Tarsalia sind als Meniscusband dagegen nicht mehr zu erkennen und könnten nach ihrer embryonalen Entwicklungsweise unmöglich die Grösse wie auf seiner Fig. 14 B erreicht haben. Für *Archaeopteryx* ist aber anzunehmen, dass diese Reduktion der Tarsalia auch schon in ähnlicher Weise durchgeführt war, sodass sie auch nicht mit den Metatarsalia verschmelzen konnten. Dagegen lässt sich bei *Archaeopteryx* erkennen, dass die Verschmelzung der Metatarsalia zum typischen Laufknochen der Vögel noch nicht vollständig erreicht war (vergl. Fig. 14 C bei HEILMANN), sodass selbstverständlich auch deren proximale Epiphysen (die angeblichen Tarsalia HEILMANN's) voneinander getrennt blieben. Im Verhalten der Tarsalia kann somit im Sinne der Angaben von HEILMANN zwischen *Archaeopteryx* und den rezenten Vögeln (Ratiten und Carinaten) kein Unterschied nachgewiesen werden.

V. ZENTRALNERVENSYSTEM.

Eine umfassende Darstellung der Ausbildung des zentralen Nervensystems kann hier leider nicht erfolgen, da zu einer solchen unbedingt die Untersuchung von Serien Längs-, Quer- und Frontalschnitten erforderlich gewesen wäre. Immerhin geben die vorliegenden Rekonstruktionsmodelle einen gewissen Überblick über die räumlichen Gestaltungsverhältnisse und ermöglichten damit, neben vielen gemeinsamen Merkmalen auch einige Unterschiede zwischen dem Keimling des Emu und demjenigen der Ente festzustellen. Wichtig erscheint wiederum die Feststellung, dass tiefgreifende Verschiedenheiten nicht vorkommen; denn die für die Carinaten typische Ausprägung des Zentralnervensystems findet man auch bei *Dromiceius* vor.

A. Gehirn.

(Vergl. nachstehende Tabelle und Fig. 13 und 14.)

Relative Längenmasse des Gehirns (in Dorsalwirbeleinheiten).

Gemessene Strecke		*Dromiceius*	*Anas*
Bulbus olfactorius—N. oculomotorius		11	10
N. oculomotorius—1. Spinalnerv		10	9,5
Telencephalon:	Länge der Basis	6	6,5
»	max. Höhe der Stammganglien	2	4
Mesencephalon:	max. Länge	8,5	7,5
»	max. Höhe	6	5
»	max. Breite (grösste Hirnbreite)	10	11
»	max. Länge der Basis	4	3

Die Entwicklung des Gehirnes ist in den beiden Embryonen von *Dromiceius* und *Anas* gleich weit fortgeschritten. Die 5 Hauptabschnitte lassen sich ohne Schwierigkeit erkennen. Der Gesamthabitus des Gehirnes ist auch beim Emu ausgesprochen vogelartig. Immerhin erweist es sich deutlich als etwas gestreckter (vergl. Fig. 13 und 14 und Tabelle) als dasjenige von *Anas*, und sein Hirnstamm ist gegenüber der Basis des Telencephalons massiger entwickelt, während bei jener diese beiden Abschnitte ungefähr gleich stark ausgeprägt sind. Diese beiden Merkmale dürften beim Emu als primitiver gewertet werden. Dagegen entsprechen Grösse und äussere Form des Telencephalons des Emu-Keimlings ganz den Verhältnissen bei den Carinaten. Die Ventrikel der beiden Hemisphären sind bei ihm jedoch viel geräumiger als bei diesen, was eine Folge der weit geringeren Mächtigkeit des Ventrikelbodens ist. Die Carinaten zeichnen sich nach Haller von Hallerstein (1934) gerade durch die riesige Ausbildung der Stammganglien und die dadurch bedingten kleinen Ventrikel des Endhirnes gegenüber den Reptilien aus. In dieser Beziehung scheint sich also der Emu auch wieder recht primitiv zu verhalten. Der Bulbus olfactorius am vordern Ende der Hemisphäre und der Nervus olfactorius sind wie bei allen Vögeln mit Ausnahme des *Apteryx* (T. J. Parker, 1891) nur schwach entwickelt, während sich die meisten Reptilien durch gut ausgebildete Bulbi olfactorii auszeichnen. Die Trennung der beiden Hemisphären ist noch sehr unvollständig. Die beiden

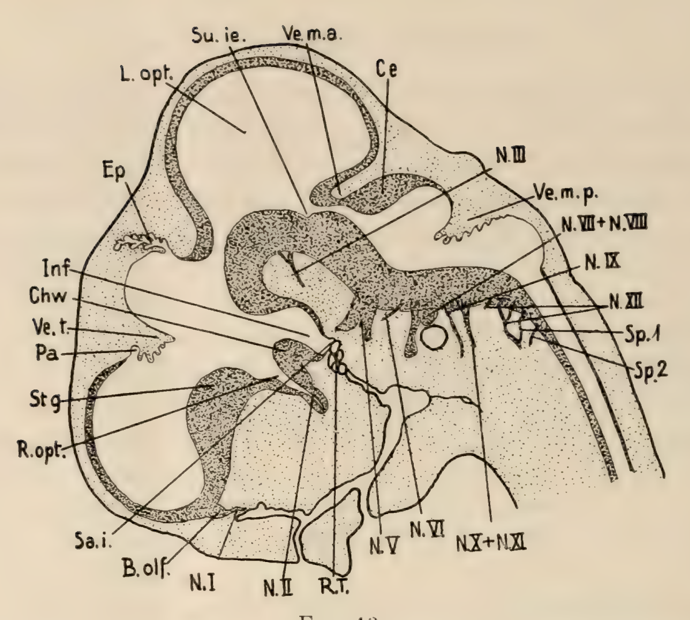


Fig. 13.

Dromiceius, 15-täg. Embryo.

Mediananansicht der Gehirnanlage. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 7,5 ×

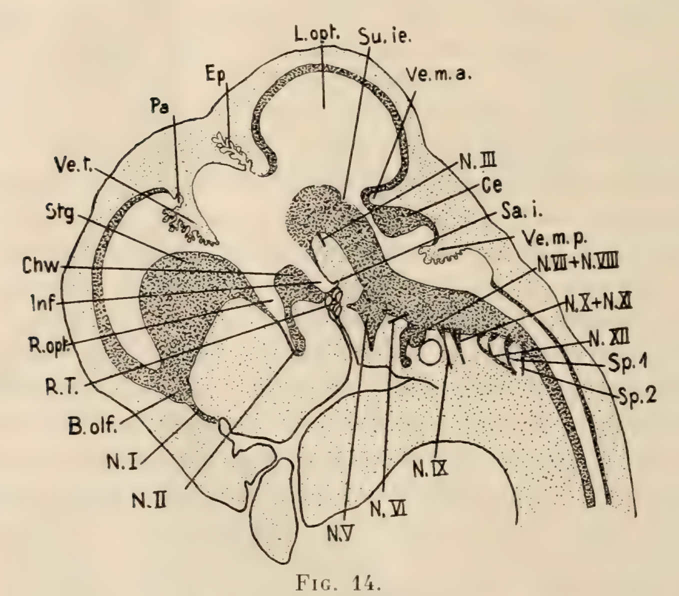


Fig. 14.

Anas, 8 ½-täg. Embryo.

Mediananansicht der Gehirnanlage. (Schematisierte Kombinationszeichnung aus mehreren Sagittalschnitten.) — Vergr. 7,5 ×

Ventrikel vereinigen sich unten und hinten zum geräumigen medialen Ventriculus impar. Die Grenze gegen das Diencephalon bildet am Dach das Velum transversum, das auf seiner Vorderseite einen kräftigen Plexus chorioideus trägt, der bei *Anas* bedeutend umfangreicher ist. Dicht davor ist die Anlage der Paraphyse bei beiden untersuchten Embryonen als kleine Ausstülpung eben noch erkennbar, während die Epiphyse, die sich hinten am Zwischenhirndach gegen oben und vorne ausstülpt, ziemlich lang und in viele kleine Schläuche und Bläschen gegliedert ist. An der Gehirnbasis zeigt eine trichterartige Ausweitung des 3. Ventrikels, der Recessus opticus, die Grenze zwischen Tel- und Diencephalon an. Hier löst sich der Nervus opticus als ein dicker, im Querschnitt ovaler, hohler Strang ab. Bei *Dromiceius* ist sein Lumen vom Ventrikel bis zur Augenblase noch kontinuierlich, bei *Anas* und *Gallus* dagegen verschwindet es in geringer Entfernung vom Gehirn. Hinter dem Recessus opticus wölbt sich der Chiasmawulst sowohl bei *Dromiceius* als auch bei den Carinaten-Embryonen kräftig in den dritten Ventrikel vor. Auf ihn folgt wieder eine trichterförmige Ausstülpung, das Infundibulum, an dessen Boden sich die Rathke'sche Tasche anlegt. Sie zeigt wie die Epiphyse einen Knäuel von kleinen, gewundenen Schläuchen, was frühzeitig den drüsigen Charakter dieses Organes zum Ausdruck bringt. Der Saccus infundibuli, der sich dem Chordaende entgegenstreckt, ist bei allen untersuchten Embryonen gut ausgeprägt. Das Mesencephalon von *Dromiceius* erinnert völlig an die Verhältnisse bei den Carinatenkeimlingen. Die Mittelhirnbeuge ist sehr stark. Die Basis des Mittelhirnes ist beim Emu deutlich stärker und gestreckter als bei *Anas*, was auffällig an Reptilienverhältnisse erinnert. Besonders die vordere Partie ist bei der Ente stark abgeflacht. Die Masse in der Tabelle wurden so erhalten, dass der längste mediale Durchmesser vom Sulcus intraencephalicus bis zur Hinterwand des Infundibulums gemessen wurde. Die ganz enorme Hervorwölbung des Daches und der Seitenwände des Mesencephalons übertrifft sogar noch diejenige der untersuchten Carinatenstadien (vergl. Tabelle), doch ist die Wandung wie bei diesen relativ dünn. Durch eine seichte mediane Einbuchtung wird die Trennung in die beiden seitlichen Lobi optici, die Endstationen der Sehnerven, angedeutet. Hier erreicht das Gehirn seine grösste Breite. Sie ist beim Emu etwas geringer als bei der Ente, was auch wieder als das primitivere

Verhalten bewertet werden dürfte. Die mächtige Ausdehnung des Mittelhirnes ist nach Haller von Hallerstein (1934) für die Vögel als ausgesprochene Augentiere charakteristisch, während bei den Reptilien die entsprechenden Gebiete viel schwächer entwickelt sind. Der Hohlraum des Mittelhirnes steht nach vorne mit dem 3. Ventrikel, sowie nach hinten mit dem 4. Ventrikel nur durch einen engen Kanal in Verbindung. Die Basis des 4. Ventrikels bildet der massige, einheitliche Hirnstamm, an welchem vorn der querverlaufende Sulcus intraencephalicus die Grenze gegen den Boden des Mesencephalons angibt. Dicht hinter dem Velum medullare anterius, das den engen Isthmus zwischen dem Mesencephalon und dem Metencephalon verursacht, ist das sonst ausserordentlich dünne Dach des 4. Ventrikels auffällig verdickt und springt dadurch gegen den Hohlraum vor, und zwar bei *Dromiceius* etwas weniger stark als bei den entsprechenden Carinatenstadien, obwohl es auch beim Emu, gesamthaft betrachtet, nicht weniger mächtig entwickelt ist als bei den Carinaten. Diese Verdickung ist die Anlage des Kleinhirnes, welches, wie von Kupferer (1906) betont, bei den Carinaten auf diesem Stadium noch mit demjenigen der Reptilien übereinstimmt. Später entwickelt es sich dann bei den Vögeln zum reich gegliederten Cerebellum, während es bei den Reptilien nur eine weit schwächere Entfaltung durchmacht. Diese unterschiedliche Differenzierung des Hauptorganes des Statotonus dürfte, wie Haller von Hallerstein (1934) ausführt, von der verschiedenen Bewegungsweise der Vögel und Reptilien herrühren, da das Fliegen viel höhere Ansprüche an dieses Organ stellt als das Kriechen. Auch die flugunfähigen Ratiten besitzen ein gut ausgebildetes Kleinhirn, was trotz der Feststellung von Stresemann (1927-1934), dass „die Anforderungen, welche die Gangbewegungen an diesen Zentralapparat stellen“, nicht geringer sein sollen als diejenigen, die sich beim Fluge ergeben, nun aber auch als Erbe aus der flugfähigen Entwicklungsperiode der Ratiten gedeutet werden könnte. Die Grenze zwischen Metencephalon und Myelencephalon ersieht man aus einer dorsalen Einbuchtung des 4. Ventrikels, dem Velum medullare posterius. Es weist sowohl bei *Dromiceius* wie bei den entsprechenden Carinaten-Embryonen eine reichliche Faltenbildung auf, die als Plexus chorioideus ein Stück weit auf das ausserordentlich dünne Dach des Nachhirnes übergreift. Durch dieses Velum wird der Ventrikel in zwei kugelige

Erweiterungen geteilt, von denen die vordere dem Metencephalon, die hintere, etwas kleinere, der Medulla oblongata angehören. Grenzen zwischen den einzelnen Neuromeren des Hirnstammes können auf diesem Stadium bei keinem der untersuchten Embryonen festgestellt werden. Die einzigen Hinweise für die ursprüngliche Neuromerie bieten die aus dem Hirnstamm austretenden Gehirnnerven. Der vorderste, der N. oculomotorius, verlässt als ein dünner Faden den durch die Mittelhirnbeuge stark gekrümmten Boden des Mittelhirnes. Ebenfalls sehr dünn sind der 4. und der 6. Gehirnnerv. Ausserordentlich kräftig erscheint dagegen der N. trigeminus, der kurz nach seinem Austritt das grosse Ganglion semilunare bildet. Facialis und Statoacusticus treten vereinigt aus dem Hirnstamm aus und trennen sich erst in ziemlicher Entfernung von diesem. Während der 8. Gehirnnerv ins Labyrinth eindringt, zieht der 7. vor diesem in die Gesichtspartie des Schädels hinab. Mit zwei Wurzeln verlassen der Glossopharyngeus und mit mehreren der Vagoaccessorius das verlängerte Mark. Sie verlaufen dann als zwei parallele Stränge in die Kiemenregion. Vom N. hypoglossus lassen sich, wie schon früher erwähnt, von den ursprünglich 4 Wurzelpaaren beim Emu noch deren 3 erkennen, von denen die vorderste allerdings sehr kümmerlich ist (Taf. 3, Fig. 8). Ihrer Herkunft nach sind diese Wurzelpaare Spinalnerven und gehören den 3 hintersten, vom Rückenmark ins Gehirn aufgenommenen Neuromeren an. Auf den vorliegenden Stadien setzt sich aber das Rückenmark durch die plötzliche Verengung des 4. Ventrikels in den Canalis centralis und durch die starke Nakkenbeuge vom Gehirn scharf ab. Die genaue Grenze gibt natürlich der Austritt des 1. Spinalnervenpaares an.

B. Rückenmark.

Seine Form ist im allgemeinen bei *Dromiceius* gleich wie jene bei den Carinaten-Embryonen. Es stellt eine Röhre von ungleicher Wanddicke dar. Seine Querschnittsform kann an den Längsschnitten nicht mit Sicherheit erkannt werden; doch scheint sie eher höher als breit zu sein. Die seitlichen Wände sind beträchtlich dicker als die obere und die untere Wand. Der Canalis centralis ist ziemlich gross, seitlich zusammengedrückt und daher mehrfach höher als breit. Ferner wechselt seine Weite im Bereiche der ver-

schiedenen Körperregionen stark, wie auch das Rückenmark als Ganzes dünnere und dickere Stellen besitzt. So ist es bei den Keimlingen des Emu, der Ente und des Huhnes an seinem vorderen Ende, dicht hinter dem Gehirn, noch sehr massig, verjüngt sich aber rasch und bleibt dann fast in der ganzen Halsregion gleich dick. Die Messungen, die mit dem Okularmikrometer durchgeführt wurden, ergaben in dieser Region für den grössten vertikalen Durchmesser bei *Dromiceius* 20, bei *Anas* 21 und bei *Gallus* 22 Masseinheiten, wobei eine solche 47 μ entspricht. Im Bereiche des Schultergürtels schwillt aber das Rückenmark bei den Embryonen von *Anas* (29 Masseinheiten) und *Gallus* (27 Masseinheiten) zu einer deutlichen Intumescentia cervico-brachialis an. Hinter dieser nimmt die Dicke ziemlich rasch ab, bei der Ente auf 26, beim Huhn auf 22 Einheiten. Die Intumescentia cervico-brachialis ist auch bei den adulten Carinaten, wie schon FUERBRINGER (1888) erwähnte, sehr gross, was im Hinblick auf die starke mechanische Beanspruchung und entsprechende Ausbildung der Flügel leicht verständlich ist. Die adulten Ratiten mit ihren funktionslosen vordern Extremitäten besitzen dagegen keine Cervicalanschwellung. Auch der vorliegende Keimling des Emu zeigt im Gegensatz zu denjenigen der Carinaten keinerlei Anzeichen einer solchen. Das Rückenmark wird nur ganz allmählich ein wenig dicker (21 Einheiten), ohne sich jedoch nachher wieder zu verjüngen. Dieses Verhalten hängt offensichtlich mit der auch embryonal nachweisbaren frühzeitigen Reduktion der Flügel zusammen, doch spricht es weder für noch gegen die Ableitung der Ratiten von flugfähigen Vorfahren, die sicherlich eine Intumescentia cervico-brachialis besessen haben, da eine solche nach HALLER VON HALLERSTEIN (1934) auch den Reptilien zukommt. Die Lumbosacralanschwellung des Rückenmarkes ist dagegen beim Emu-Keimling mit einem grössten vertikalen Durchmesser von 30 Einheiten recht ansehnlich. Sie nimmt ganz allmählich zu und nachher wieder ab und erstreckt sich in ihrer ganzen Länge etwa vom 27. bis zum 42. Spinalganglion. Der Entenkeimling weist mit ebenfalls 30 Einheiten in der Höhe und einer Ausdehnung ungefähr vom 23. bis 35. Ganglion gleichfalls eine beinahe gleich kräftige Intumescentia lumbo-sacralis auf. Relativ schwach entwickelt, immerhin aber noch ganz deutlich erkennbar, ist sie bei dem entsprechenden Stadium von *Gallus* mit einem maximalen Vertikaldurchmesser

von bloss 24 Einheiten und einer Ausdehnung etwa vom 22. bis 32. Spinalganglion, was immerhin für *Gallus* als ausgesprochener Laufvogel auffällig ist. Eine Eigentümlichkeit, die ausschliesslich den Vögeln zukommt (vergl. STRESEMANN, 1927-34; HALLER VON HALLERSTEIN, 1934), stellt im Bereiche des Lumbalwulstes der Sinus rhomboidalis sacralis dar, der sich im allgemeinen über 5—6 stets praesacrale Segmente erstreckt. Beim adulten Vogel erscheint er als ein gallertiges, zartes und flüssigkeitsreiches Gewebe von kahnförmiger Gestalt, das die beiden Hinterstränge des Rückenmarks auseinander drängt. Seiner Herkunft nach ist er ein umgewandeltes Gliaseptum. Er spielt im Energiehaushalt der Vögel wahrscheinlich eine bedeutende Rolle, denn TERNI (1924) wies in seinen Zellen eine sehr reiche Glycogenspeicherung nach. Über das Vorkommen des Sinus rhomboidalis bei Ratiten liegen, soweit mir bekannt ist, keine Angaben vor, doch nehme ich an, dass er ihnen nicht fehlt, da sonst dieses abweichende Verhalten den Untersuchern (z. B. schon FUERBRINGER, 1888; GADOW, 1891; etc.) gewiss aufgefallen und von ihnen ausdrücklich erwähnt worden wäre. Ältere Carinaten-Embryonen besitzen bereits dieses Organ (vergl. Fig. 302 bei VON KUPFERER, 1906). Bei meinen Carinatenstadien kann es allerdings nicht mit Sicherheit erkannt werden, da mir nur die für solche Untersuchungen höchst ungeeigneten Längsschnitte zur Verfügung standen. Immerhin zeigte es sich, dass im Bereiche der grössten Dicke des Lumbalwulstes der Zentralkanal in der Mitte stark eingeengt wird und so im Querschnitt eine ungefähr hantelartige Gestalt annimmt. Die Dorsalstränge scheinen demnach etwas auseinander zu weichen und die Bildung eines Sinus rhomboidalis einzuleiten. Bei meinem *Dromiceius*-Embryo konnte ich aber nachweisen, dass genau die gleichen Verhältnisse vorliegen, sodass er sich auch in dieser Hinsicht wie ein typischer Vogel verhält. Hinter dem Lumbalwulst verringert sich der Vertikaldurchmesser des Rückenmarks ziemlich beträchtlich, bei *Dromiceius* auf 10, bei *Anas* und *Gallus* auf je 9 Masseinheiten, und verjüngt sich dann weiterhin gleichmässig bis vor den Ventriculus terminalis (Fig. 3 und 4). Unmittelbar vor diesem betragen die diesbezüglichen Masse beim Emu noch 7, bei den Carinatenkeimlingen noch je 4 Einheiten. Grösse und Gestalt der Endblase des Rückenmarkes sind bereits im vorhergehenden Kapitel beschrieben worden.

Die Spinalganglienpaare sind bei sämtlichen untersuchten Embryonen gut entwickelt. In der Schwanzregion werden sie infolge der von vorn nach hinten fortschreitenden Differenzierung und wohl auch im Hinblick auf ihre geringere Bedeutung immer kleiner und verschwinden schliesslich ganz. Ihre Gesamtzahl beträgt in den vorliegenden Stadien beim Emu 54, bei der Ente 45 und beim Huhn 42. Die austretenden Spinalnerven, die den Wirbelkanal sofort verlassen, vereinigen sich im Bereich der vordern und hintern Extremität bereits auf diesen frühen Stadien zu mehr oder weniger ausgedehnten Plexusbildungen. Beim Emu-Keimling ist der Plexus brachialis allerdings äusserst kümmerlich entwickelt, indem er nur von wenigen und zudem sehr dünnen Nerven gebildet wird, ein Verhalten, das offensichtlich im Zusammenhang mit der von allem Anfang an schwachen Entwicklung der funktionslos gewordenen vordern Gliedmassen steht. Die Vereinigung kann nur für den 17. und 18. Spinalnerv nachgewiesen werden. Der 16. läuft jedoch mit dem 17. ziemlich weit parallel und nähert sich ihm schliesslich beträchtlich, doch endigt er, bevor es zur Vereinigung kommt. Seinem ganzen Verlaufe nach darf er aber doch mit grösster Wahrscheinlichkeit ebenfalls als Plexusnerv gelten. Auch der 19. Spinalnerv dürfte ein solcher sein, denn er wendet sich von Anfang an nach vorne in die Gegend des Plexus. Es ist sehr leicht möglich, dass auf späteren Entwicklungsstadien noch ein bis zwei weitere Spinalnerven in den Plexus eintreten. Beim adulten *Casuarius* beteiligen sich nach FUERBRINGER (1888) der 16. bis 20. Spinalnerv am Hauptplexus. Eine Angabe über den Emu konnte leider nirgends gefunden werden. Der Plexus brachialis des entsprechenden Entenkeimlings ist im Gegensatz zu *Dromiceius* sehr kräftig ausgebildet. Die Zahl der Spinalnerven ist grösser (14.—19.) und ihre Dicke weit beträchtlicher. GADOW (1891) gibt an, dass eine Vereinigung der Spinalnerven erst in grösserer Entfernung vom Rückenmark, ein sog. offener Plexus, gegenüber dem geschlossenen, d. h. dem frühzeitigen Zusammentreffen, das primitivere Verhalten sei. Bei den vorliegenden Embryonen erfolgt die Vereinigung in ziemlicher Entfernung vom Rückenmark, sodass ontogenetisch in der Tat das primitivere Verhalten (offener Plexus) zuerst verwirklicht wird. Eine später im Laufe der Embryonalentwicklung erfolgende Verschiebung zum geschlossenen Plexus tritt nach GADOW (1891) somit bei manchen Carinaten, dagegen

bei keinem Ratiten ein. In der Region der Beine lassen sich schon alle drei bei adulten Tieren beschriebenen Nervengeflechte erkennen. Sie sind sowohl beim Embryo des Emu wie bei demjenigen der Ente kräftig ausgebildet, doch setzen sie sich bei ersterem aus einer grösseren Zahl von Spinalnerven zusammen. Der Plexus cruralis, der etwas vorne und oberhalb des Processus pectinealis des Iliumknorpels liegt, umfasst in dem vorliegenden Entwicklungsstadium von *Dromiceius* den 30. bis 34. Spinalnerv. Der hinterste, der N. furcalis, spaltet sich kurz nach Austritt aus dem Rückenmark in zwei Wurzeln. Nur die eine wendet sich nach vorne in den Plexus cruralis, die andere dagegen nach hinten in den Plexus ischiadicus. Bei *Anas* gabelt sich der entsprechende Nerv ebenfalls. Der Plexus cruralis besteht hier aus dem 26. bis 29. Spinalnerv. Dicht hinter der Grenze zwischen Ilium- und Ischiumknorpel findet man den Plexus ischiadicus. Bei *Dromiceius* treten der 34.—40., bei *Anas* der 29.—34. Spinalnerv in ihn ein. Der nur schwach ausgeprägte Plexus pudendus umfasst die 41.—43., resp. 35. und 36. Rückenmarksnerven. Im Hinblick auf die bereits festgestellte grössere Länge des Rumpfes beim Emu-Keimling im Vergleich zu den Carinatenkeimlingen ergibt die Auswertung der vorstehend gegebenen Ordnungszahlen der an der Bildung des Brachial- und Lumbalplexus beteiligten Nerven, dass beim Emu zwischen Arm- und Beinplexus 10 Spinalnervenpaare eingeschaltet sind, während bei der Ente nur 6 solche vorkommen. Die beim Emu grössere Zahl der zwischen Arm und Bein befindlichen Segmente stellt sicherlich ebenfalls ein primitives Verhalten dar.

Der definitive sympathische Grenzstrang zeigt beim Emu denselben Bau wie bei der Ente und den übrigen Carinaten-Embryonen. Er lässt deutlich seine metamere Gliederung erkennen und zieht in geringer Entfernung und ventral vom Rückenmark aus der Halsregion bis in die Sacralgegend. Seine Ganglien sind durch kräftige Nervenfaserbündel mit den Spinalganglien der gleichen Segmente verbunden. Da nach Stresemann (1927-34) das autonome Nervensystem bei sämtlichen Amnioten weitgehend übereinstimmt, lassen sich aus ihm in Bezug auf die Entwicklungshöhe des Emu verglichen mit jener der Carinaten oder Reptilien keine Anhaltspunkte gewinnen.

VI. BLUTGEFÄSSYSTEM.

Die Untersuchung des Blutgefässystems ist auf das Herz und die in dieses mündenden grossen Gefässtämme beschränkt worden, da die Einbeziehung des gesamten Gefässystems viel zu weit geführt und zudem auch Frontal- und Querschnitte, die nicht zur Verfügung standen, erheischt hätte.

A. Herz.

Die relativen Herzmasse in Dorsalwirbeleinheiten stimmen beim Emu mit denjenigen der Ente fast völlig überein. So betragen die grösste Länge (Herzspitze — dorsale Wand des linken Vorhofes) ca. 6,7, resp. 6,5, die grösste Dicke in der Längsrichtung des Körpers (vordere Wand des Bulbus cordis — hintere Wand der linken Kammer) bei beiden ca. 4,5 und die grösste Dicke in der Querrichtung des Körpers (äussere Wand der linken Kammer — äussere Wand des rechten Vorhofes) ca. 6,2, resp. 6,0 Dorsalwirbeleinheiten. Auch im Bau des Herzens zeigt sich eine fast vollständige Übereinstimmung zwischen den Embryonen von *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus*. Die linke Herzkammer, zu welcher die Herzspitze gehört, fällt durch ihre Grösse und vor allem durch ihre dicke Wandung auf, die aus einem in Leisten und Balken gegliederten, dichten Muskelschwamm besteht. Ihr Hohlraum ist sehr geräumig. Von der rechten, etwas kleineren Kammer, wird sie durch das Septum interventriculare getrennt, dessen Lage äusserlich durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Dieser ist beim Emu ebenso deutlich ausgeprägt wie bei den Carinatenkeimlingen. Hochstetter (1906) erwähnt ihn als eine Neubildung der Vögel, die den Reptilien noch völlig abgeht, während das Interventrikularseptum selbst schon bei den Crocodiliern als durchgehende Scheidewand auftritt. Das Foramen Panizzae der Crocodilier gehört, wie Greil (1903) gezeigt hat, ja gar nicht dem eigentlichen Septum interventriculare an, sondern ist eine funktionell bedingte, sekundäre Durchbrechung des Septum aorticum. Bei den vorliegenden Embryonen baut sich das Septum interventriculare wie die äussere Kammerwand aus einem vielleicht etwas weniger dichten Trabekelgeflecht auf und übertrifft diese sogar noch ganz deutlich an Dicke. Nach Roese (1890) soll dies auch beim adulten *Struthio*, *Casuarius*

und *Rhea* noch zutreffen, während bei den erwachsenen Carinaten die Kammerscheidewand etwas dünner als die übrigen Wände der linken Herzkammer ist. Die drei erwähnten Ratiten scheinen somit auch in diesem Merkmal sich primitiver zu verhalten als die Carinaten, welche nur embryonal einen Zustand aufweisen, der bei jenen zeitlebens erhalten bleibt. Die Vermutung liegt nahe, dass auch beim adulten *Dromiceius* dieselbe Eigentümlichkeit wie bei seinem nächsten Verwandten, dem Kasuar, vorkommt, doch ist mir darüber keine Angabe bekannt. Der rechte Ventrikel umgreift die Ventralfläche des linken halbmondförmig. Er besitzt 3-4 mal dünnere Aussenwände als dieser, doch finden sich auch hier die gegen den Hohlraum vorspringenden Muskelbälkchen (Trabeculae carneae), allerdings entsprechend der geringeren Wanddicke in viel kleinerer Zahl. Der Kammerhohlraum ist verhältnismässig gross. An der Dorsalseite der rechten Kammer und auf die linke übergreifend liegt der Bulbus cordis, der sich nach Hochstetter (1906) bei den Embryonen der Vögel äusserlich niemals durch eine so scharfe Furche wie bei denjenigen der Reptilien abgrenzen lässt. Der Emu unterscheidet sich in dieser Beziehung in keiner Weise von den Carinaten. Die Wandung des Bulbus cordis ist verdickt, die Scheidung des Bulbusrohres in Aorta- und Pulmonalisrohr bereits vollständig durchgeführt. Je drei dicke Semilunarklappen verschliessen die Ostien der beiden Rohre. Durch das trennende, dicke Septum aortico-pulmonale wird das Pulmonalisrohr auf die rechte Herzseite gedrängt und kommuniziert deshalb mit dem rechten Ventrikel, während das nach links verlagerte Aortenrohr mit dem linken Ventrikel in Verbindung getreten ist. Gerade an dieser Stelle ist jedoch die Trennung zwischen den beiden Ventrikeln wenigstens bei *Dromiceius* und *Anas* noch nicht vollständig, sodass noch ein ansehnliches Foramen interventriculare bestehen bleibt. Bei *Gallus* konnte es nicht mehr gefunden werden. Wie schon erwähnt, hat diese primäre Kommunikation zwischen rechter und linker Herzkammer mit dem Foramen Panizzae der Crocodilier nichts zu tun.

Die beiden Atrien unterscheiden sich von den Ventrikeln durch etwas geringere Grösse und ganz besonders durch die dünne, muskelschwache Wandung. Die die Kammern so kennzeichnenden Muskelbälkchen fehlen ihnen ganz. Das Septum atriorum, das trichterförmig in den linken Vorhof hineinragt und ihn damit vom

rechten trennt, ist noch sehr dünn und weist mehrere grössere, sekundär durchgebrochene (Keibel und Abraham, 1900) Löcher auf. Zur Schliessung dieser Lücken und damit zur gänzlichen Trennung kommt es nach Hochstetter (1906) erst nach dem Schlüpfen. Die Öffnungen zwischen den Atrien und den gleichseitigen Ventrikeln sind durch Endocardwülste eingeengt und mit Klappen versehen, die durch ihre Anordnung verhindern, dass das Blut aus den Kammern in die Vorhöfe zurückfliessen kann. Am linken Ostium venosum ragen eine ansehnliche, lappenförmige Endocardverdickung von der septalen Seite und eine bedeutend dünnere Klappe von der marginalen Seite her in den Ventrikel hinein. Das rechte Ostium besitzt dagegen nur noch eine einzige, grosse, marginale Atrioventrikularklappe. In der Ausbildung dieser Klappen, die schon ganz an die adulten Verhältnisse erinnern, stimmen alle drei untersuchten Embryonen (*Dromiceius*, *Anas*, *Gallus*) überein. Auf der rechten Seite des linken Vorhofes mündet der gemeinsame Stamm der beiden Lungenvenen ein, während der rechte Vorhof auf seiner caudalen Seite den wenig umfangreichen Sinus venosus aufnimmt. Seine Mündung stellt wie bei den Reptilien einen zwischen zwei ihn umgebenden, dünnen, faltenförmigen Sinusklappen liegenden Spalt dar. Die mehr links gelegene Klappe ist niedriger als die rechte.

Der bessern Übersicht halber sollen hier sämtliche Kommunikationsöffnungen der vier definitiven Hohlräume im embryonalen Vogelherz zusammengestellt werden: Sinus venosus—rechtes Atrium; Lungenvene—linkes Atrium; rechtes Atrium—linkes Atrium; rechtes Atrium—rechter Ventrikel; linkes Atrium—linker Ventrikel; linker Ventrikel—rechter Ventrikel (bereits geschlossen bei *Gallus*); rechter Ventrikel—Pulmonalisrohr; linker Ventrikel—rechtes Aortarohr.

B. Venen.

Die beiden Lungenvenen erscheinen bei allen untersuchten Embryonen als ziemlich weite, von den Lungen bis zum Herz verfolgbare Gefässe. Sie treten getrennt ins Pericard ein, vereinigen sich aber unmittelbar darnach zu einem kurzen Rohr, das vom linken Vorhof aufgenommen wird. Auch in Bezug auf die in den Sinus venosus mündenden grossen Körpervenen verhalten sich auf diesem Stadium die Embryonen noch gleichartig. Von den

beiden Seiten her kommen der linke und der rechte Ductus Cuvieri (spätere Venae cavae anteriores sinistra et dextra), der jederseits das Blut von der Vena cardinalis anterior und der Vena cardinalis posterior zum Herz führt. Von den Cardinalvenen sind jedoch nur die vorderen (spätere Venae jugulares internae sinistra et dextra) gut erhalten, die hinteren dagegen schon fast völlig geschwunden. Sie stellen bloss noch einen kurzen, dünnen, nach hinten gerichteten Blindsack an der Vereinigungsstelle mit der vorderen Cardinalvene dar. Von unten her nimmt der Sinus venosus den ausserordentlich weiten Ductus venosus auf, der die Leber durchsetzt und dort die grosse Vena cava inferior erhält, welche sich später zum Hauptvenenstamm entwickelt. Bei den adulten Vögeln lassen sich nach Art der Einmündung der grossen Venen in den rechten Vorhof drei Typen unterscheiden (vergl. Gasch, 1888; Roese, 1890; Gadow, 1891; Dal Piaz, 1912; Groebbels, 1932; Stresemann, 1927-34; Benninghoff, 1933). Bei *Rhea*, *Struthio* und *Casuarius* besteht ein einheitlicher Sinus venosus, in den die drei Hohlvenenstämme einmünden und der bei ersterer sogar noch deutlich vom Atrium abgegrenzt ist. *Dromiceius* schliesst sich diesen Ratiten-Typen an, da auch bei ihm die drei Mündungen dicht nebeneinander liegen, ohne durch hohe Septen getrennt zu sein (Dal Piaz, 1912). Die *Galli*, desgleichen die *Passeres* und *Columbae*, zeigen eine höhere Entwicklungsstufe, indem das bei den Ratiten nur niedrige Sinusseptum (eine Bindegewebsleiste im Sinus) viel mächtiger ist und so die linke vordere Hohlvene völlig von den beiden andern Hohlvenen trennt. Sie mündet in einen eigenen Sinus. Bei den *Anseres* und noch vielen andern Vögeln scheidet eine weitere hohe Querleiste auch noch die rechte vordere Hohlvene von der Vena cava inferior. Im embryonalen Verhalten aller Vögel ist von diesen drei verschiedenen Mündungsweisen der Hohlvenen die erstgenannte zuerst erkennbar; sie bleibt bei den Ratiten zeitlebens bestehen, weshalb die Ratiten auch in dieser Beziehung, was bereits von Stresemann (1927-34) hervorgehoben worden ist, als ursprünglicher anzusehen sind.

C. Aortenbogen.

Im vorliegenden Embryonalstadium von *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* sind die Carotiden-, der Aorta- und der Pulmonalisbogen bereits ausgebildet (Fig. 15 und 16), während vom 1., 2. und

5. Bogen keine Spur mehr nachweisbar ist. Der Truncus arteriosus ist entsprechend dem Bulbus cordis in Aorta- und Pulmonalisrohr geteilt. Der linke und der rechte Carotidenbogen entspringen an der gleichen Stelle aus dem rechten Aortabogen, laufen zuerst

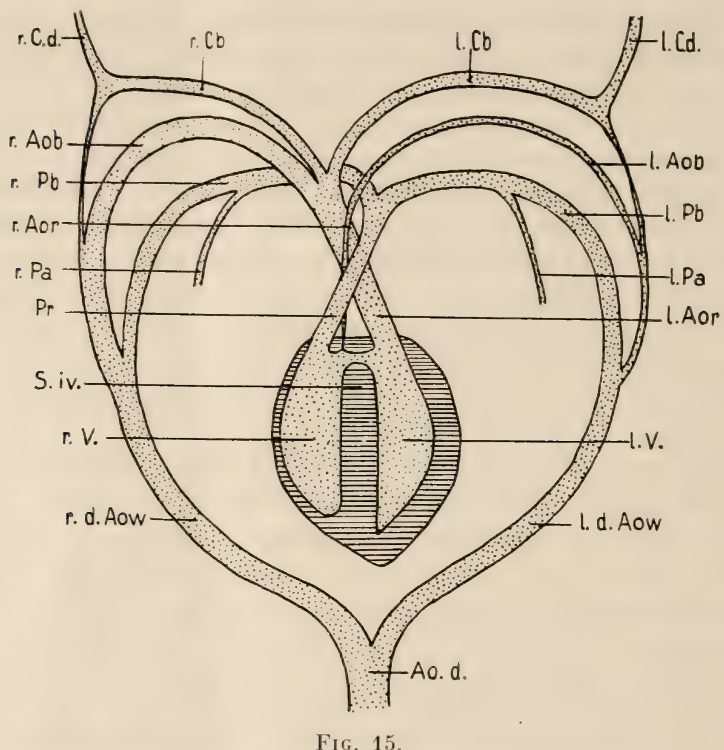


Fig. 15.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Schema der Anordnung der Herzkammern und der Aortenbogen.

unter seitlichem Auseinanderweichen dorsalwärts, biegen dann im Bereiche des untern Halsansatzes scharf nach vorne um und ziehen in den Hals hinauf. Sie entsprechen von hier an den beiden bleibenden Carotides dorsales. Als Rest des nun fehlenden Stückes (dorsale Carotiswurzel) des ursprünglich vollständigen Bogens zieht von der Biegungsstelle ein dünner Strang nach hinten bis zum Aortabogen. Bei *Anas* und *Gallus* obliteriert er kurz nach seiner Abzweigung und wird immer schwächer; bei *Dromiceius* dagegen ist er noch ein beträchtliches Stück weit hohl und in seiner ganzen

Ausdehnung relativ gut erhalten. Offensichtlich darf auch hier die noch weniger weit fortgeschrittene Reduktion dieses später völlig verschwindenden Bogenstückes als das primitivere Verhalten bewertet werden. Die Carotides ventrales, die über den 3. Aortenbogen

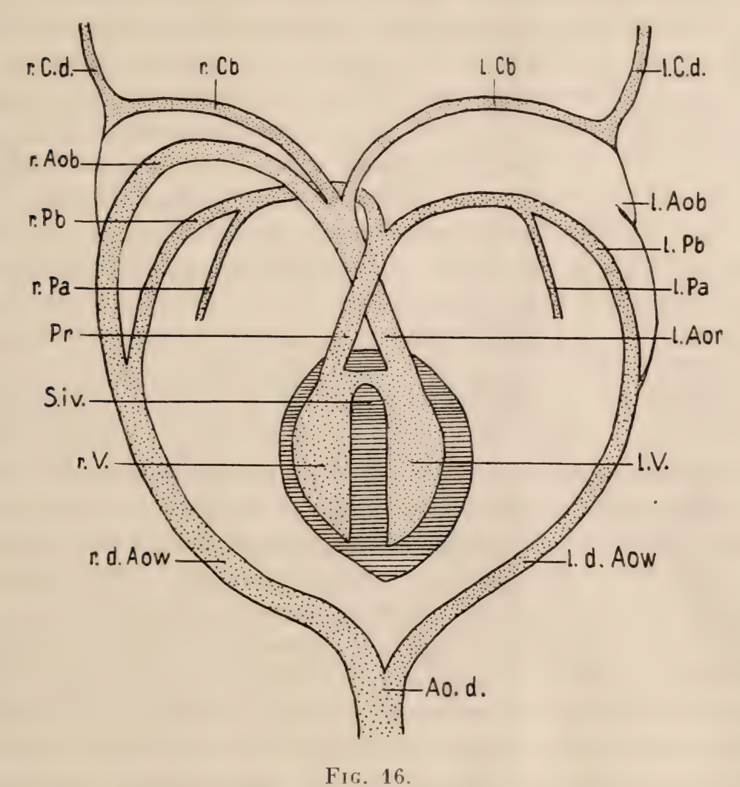


Fig. 16.
Anas, 8 ½-täg. Embryo.
Schema der Anordnung der Herzkammern und der Aortenbogen.

kranialwärts vorwachsende paarige Verlängerung des ursprünglich einheitlichen Truncus arteriosus, sind auf diesem Stadium bei allen untersuchten Embryonen bereits völlig zurückgebildet. Im Bereich des Aortabogens treten nun zwischen *Anas* und *Gallus* einerseits und *Dromiceius* andererseits noch beträchtlich grössere Unterschiede auf. Allerdings ist bei allen dreien der rechte eigentliche Aortabogen, wie das für die Vögel allgemein kennzeichnend ist, sehr kräftig. Er führt aus der linken Herzkammer heraus und

weist im Bereiche des Bulbus cordis die bereits erwähnten drei Semilunarklappen auf. Vom linken Aortabogen findet sich bei Ente und Huhn, wie auch bei *Vanellus* (GROSSER und TANDLER, 1909) und wohl allen übrigen entsprechenden Carinatenstadien nur noch ein ganz kümmerlicher, völlig obliterierter Rest vor, an den sich der dünne Strang der reduzierten dorsalen Carotiswurzel ansetzt. Er ist sehr kurz und reicht nicht in den Abschnitt des ehemaligen Truncus arteriosus hinein. Auch das an ihn anschliessende Stück der dorsalen Aortawurzel zeigt entsprechend bis zum Anschluss an den linken Pulmonalisbogen die gleiche Verkümmerung. Demgegenüber bietet *Dromiceius* Eigentümlichkeiten dar, die stark an die Verhältnisse bei den Reptilien erinnern (vergl. HOCHSTETTER, 1906, Fig. 110 und 114). Er besitzt auf diesem Stadium noch e i n e n v o l l s t ä n d i g e n l i n k e n A o r t a b o g e n , der sich distalwärts bis zum Eintritt in den Pulmonalisbogen in eine deutlich ausgebildete dorsale Aortawurzel fortsetzt. Gegenüber dem entsprechenden Gefäss der rechten Körperseite erscheint das Lumen allerdings etwa dreimal enger, doch ist dieses, mit Ausnahme der herznächsten Stelle, noch nirgends unterbrochen und enthält überall zahlreiche Blutkörperchen. Die linke Aortawurzel selbst lässt sich als getrennter Stamm wie bei den Reptilien bis in die rechte Herzkammer verfolgen, nur werden die Wandung immer dünner und das Lumen immer enger. Letzteres scheint kurz vor Eintritt des Gefässes in das Herz noch völlig zu verschwinden. Dass aber eine offene Kommunikation auf einem nur wenig jüngeren Stadium vorhanden gewesen sein muss, beweisen ja die vielen Blutkörperchen im Lumen des Bogens, die nur vom Herz her dorthin gelangt sein können. Aus diesem Verhalten darf geschlossen werden, dass sich beim Emu der Truncus arteriosus nicht wie bei den Carinaten (vergl. GADOW, 1891; HOCHSTETTER, 1906) offenbar von Anfang an nur in zwei, sondern wie bei den Reptilien-Embryonen in drei Arterienrohre sondert. Die Tabellen und die ergänzenden Darstellungen von KEIBEL und ABRAHAM (1900) über *Gallus* und diejenigen von GROSSER und TANDLER (1909) über *Vanellus* geben leider keine genauere Auskunft über die Entstehungsweise der Aortabogen, sprechen aber doch eher dafür, dass sich der Truncus arteriosus gleich von Anfang an nur in zwei Rohre gliedert. Eigene Untersuchungen an jüngern Embryonen von *Gallus* bestätigen die Darstellung von GADOW (1891), HOCHSTETTER (1906) und LILLIE

(1940), indem festgestellt wurde, dass hier keine Dreiteilung des Truncus arteriosus stattfindet. Dieser spaltet sich nur in Pulmonalisrohr und rechtes Aortarohr. Die Rückbildung des linken Aortabogens, die an seiner herznächsten Stelle einsetzt und in distaler Richtung fortschreitet, beginnt hier schon auf einem Embryonalstadium, in welchem der Truncus arteriosus noch völlig einheitlich erscheint. Allerdings ist auch beim Emu das 3. Rohr, eben die linke Aorta, im Gegensatz zum Verhalten bei den Reptilien, von Anfang an nur schwach entwickelt und zeigt damit die baldige Reduktion an. Immerhin weist *Dromiceius* mit der deutlichen Ausbildung eines linken Aortabogens und vor allem eines linken Aortarohres ein recht primitives Merkmal auf.

Hinsichtlich der beidseitigen Pulmonalisbogen verhält sich der Emu-Keimling gleich wie die entsprechenden Carinatenstadien, bei denen bekanntlich dieses Bogenpaar dieselben Umwandlungen durchmacht wie bei den Reptilien. Linker und rechter Bogen sind gut entwickelt und treten in gleicher Höhe in die beidseitigen dorsalen Aortenwurzeln ein. Von diesen erscheint die linke, die ja vor dieser Einmündungsstelle viel schwächer ausgebildet ist, gewissermassen als die direkte Fortsetzung des Pulmonalisbogens, der dadurch eine sekundäre Verlängerung erfährt. Beide dorsalen Aortenwurzeln treten weiter hinten zur gemeinsamen Aorta descendens zusammen. Mit ihren proximalen Enden, die im Bereiche des ehemaligen Truncus arteriosus liegen, vereinigen sich die beiden Pulmonalisbogen zum unpaaren, spiralig um das rechte Aortarohr gedrehten Pulmonalisrohr. Dieses führt in die rechte Herzkammer und besitzt im Bulbusteil gleich wie das rechte Aortarohr drei dicke Semilunarklappen. Ungefähr von der Mitte eines jeden der beiden Pulmonalisbogen führt ein noch sehr dünnes Gefäss in die Lunge der entsprechenden Körperseite. Es handelt sich um die eigentlichen Arteriae pulmonales. Das auf den vorliegenden Embryonalstadien noch völlig funktionierende dorsale Teilstück eines jeden Pulmonalisbogens, das sich zwischen dorsaler Aortenwurzel und dem Ursprung der Pulmonalarterie erstreckt, der sog. Ductus Botalli, obliteriert bekanntlich erst nach der Geburt mit dem Wechsel vom allantoiden zum pulmonalen Atemkreislauf und verschwindet dann vollständig.

VII. DARMROHR.

Von den übrigen Organsystemen wurde nur noch das eigentliche Darmrohr, jener Abschnitt des gesamten Verdauungssystems, der hinter der Rachenhöhle beginnt, durch Hals und Rumpf zieht und in der Kloake endigt, berücksichtigt, ohne aber die grossen Verdauungsdrüsen (Leber, Bauchspeicheldrüse), die ihrer Entstehung nach auch zum Darmrohr zu rechnen sind und deren Ausführungsgänge in dasselbe münden, in die Untersuchung miteinzubeziehen. Im Sinne von MAURER (1906), PERNKOPF und LEHNER (1937) und JACOBSHAGEN (1937) zerfällt das Darmrohr bei allen Vögeln in drei hintereinander gelegene Hauptabschnitte, den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der vorderste Abschnitt erstreckt sich zwischen Rachenhöhle und Pylorus, der mittlere schliesst sich ihm an und reicht bis zur Eintrittstelle der paarigen Blinddärme, und der hinterste umfasst ausser den Blinddärmen das Stück bis zur Kloake. Die Kloake selbst wird im Anschluss an den Enddarm besprochen.

Bei allen drei untersuchten Embryonen (*Dromiceius*, *Anas*, *Gallus*) finden sich auf dem vorliegenden Stadium beinahe die genau gleichen Verhältnisse vor. Wo Unterschiede vorkommen, betreffen sie entweder nur geringfügige, wohl ordnungsbedingte, spezifische Eigentümlichkeiten oder dann kleinere Abweichungen, die durch individuell verschieden weit fortgeschrittene Differenzierung entstanden sind. Solche kommen ja nach KEIBEL und ABRAHAM (1900) tatsächlich bei gleichaltrigen Embryonen derselben Tierart vor und müssen demnach wirklich als individuelle Schwankungen in der Entwicklungshöhe angesehen werden. Aus diesen Gründen kann auf die geringen Unterschiede zwischen den Embryonen kein allzu grosses Gewicht gelegt werden, sodass sich der Emu also auch im Hinblick auf die Anlage des Darmrohres durchaus wie die Carinaten verhält. Die nachstehende Beschreibung des Darmrohres des Keimlings von *Dromiceius*, welche in Anbetracht der Seltenheit des Objektes doch eingehender als weiterer dokumentarischer Beleg gegeben wurde (Fig. 17), trifft deshalb im allgemeinen auch für die Verhältnisse bei *Anas* und *Gallus* zu. Wo diese jedoch ein abweichendes Verhalten aufweisen, wird dies besonders hervorgehoben.

A. Vorderdarm.

Die Rachenhöhle, auf deren Ventralseite die Trachea einmündet (die Mündungsstelle ist noch durch einen Gewebepfropf verschlossen), setzt sich nicht scharf gegen den Oesophagus ab. Dieser

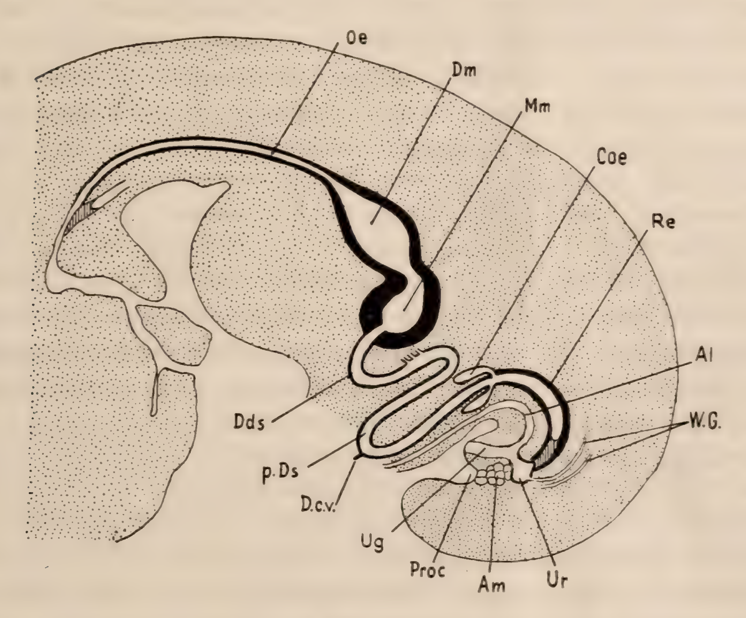


Fig. 17.
Dromiceius, 15-täg. Embryo.
Schema der Darmanlage in Seitenansicht.
(Kombinationszeichnung aus mehreren Schnitten.)
Vergr. 6,7 ×

ist ein einfaches, dünnwandiges, in der Mediansagittalebene gelegenes, nach der Dorsalseite hin gleichmässig konvexes Rohr, das keine weiteren Krümmungen oder gar Windungen aufweist. Er zieht durch den Hals hinab und ziemlich weit in den Rumpf hinein. Sein Lumen ist durchgehend und gleichmässig eng. Einzig bei *Gallus* zeigt es auf der Höhe des untern Halsansatzes eine ansehnliche, spindelförmige Erweiterung, die die Anlage des im erwachsenen Zustande wohl ausgebildeten Kropfes darstellt. Ein

solcher fehlt dagegen nach GADOW (1891) den adulten Tieren des Emu und der Ente. Der Kropf stellt ja bei allen Vögeln eine sekundäre Bildung dar, die rein funktionell durch die Anpassung an eine besondere Ernährungsweise bedingt wurde (Speicherung, event. Aufweichung harter Nahrung, speziell Körner) und somit keinerlei phylogenetische Bedeutung besitzt. Das untere Ende des Oesophagus erweitert sich sodann ziemlich rasch, jedoch gleichmässig zum Drüsenmagen, der als ein einheitlicher, birnförmig aufgetriebener und stark nach links und ventralwärts umgebogener Sack erscheint. Seine mittelstarke Wand ist überall gleich dick und beginnt eben eine drüsige Struktur anzunehmen. Bei *Gallus* hingegen sind die Drüsen schon in grosser Zahl und in weit fortgeschrittener, bläschenartiger Ausbildung vorhanden. Nach hinten links verengt sich der Drüsenmagen infolge einer besonders auf der cranialen Seite stark ausgeprägten, ringförmigen, kurzen Einschnürung. Hinter dieser tritt aber wieder eine ziemlich plötzliche und starke Erweiterung ein, die sich links und ventral vom Drüsenmagen befindet. Es handelt sich um den eigentlichen Muskelmagen, der eine ovale Form besitzt und im Rumpf eine ausgesprochene Querlage einnimmt. Die Wandung ist muskulös und im allgemeinen sehr dick, besonders bei *Anas* und *Gallus*. Sie erreicht bei diesen mehr als die vierfache Stärke der Wandung des Drüsenmagens, wechselt jedoch in der Wanddicke ziemlich beträchtlich und zeigt auf der ventralen Seite eine recht dünne Stelle. Das Lumen ist ziemlich gross und in der Längsrichtung des Rumpfes etwas zusammengedrückt. Bei *Dromiceius* ist der Muskelmagen eher etwas kleiner als der Drüsenmagen, ein Verhalten, das nach FUERBRINGER (1888) auch dem erwachsenen Tiere zukommt. Demgegenüber zeigen *Anas* und *Gallus* sowohl embryonal wie adult gerade das umgekehrte Verhalten, indem hier nämlich der Muskelmagen den Drüsenmagen an Grösse bedeutend übertrifft. Wenn man bedenkt, dass der Kaumagen der Vögel eine spezifische Neuerwerbung derselben darstellt, die offensichtlich parallel zum Verluste der Zähne einherging und somit bei *Archaeopteryx*, wenn überhaupt, wohl erst in seinen frühesten Ausbildungsstufen vorhanden gewesen sein wird, dürfte in der gegensätzlichen Grössenentwicklung (Wandstärke, Volumen) des Kau- und Drüsenmagens beim Emu und bei den erwähnten Carinaten vielleicht doch ein primitiverer Zustand bei *Dromiceius* erblickt werden. Am Pylorus erscheint noch keiner-

lei Klappenbildung. Er liegt cranial auf der rechten Seitenwand des Muskelmagens.

B. Mitteldarm.

Der am Pylorus ansetzende Teil des Darmrohres weist ungefähr ein gleich weites Lumen wie der Oesophagus auf, doch ist seine Wandung etwas dicker als bei diesem. Er zieht sich gleichmässig nach rechts, zuerst in cranioventraler Richtung, biegt aber bald in zunehmendem Masse nach unten und hinten um und steigt schliesslich wieder in caudodorsaler Richtung auf. Durch diesen Verlauf kommt eine nach der Ventralseite convexe Schlinge mit einem absteigenden, vordern, linken Schenkel und einem aufsteigenden, hintern, rechten Schenkel zustande. Die beiden Enden der Schlinge sind ziemlich weit voneinander entfernt. Es handelt sich um die Duodenalschlinge, welche das nicht sehr umfangreiche, längliche, lappenförmige, drüsige Pankreas einschliesst. In diesen Darmabschnitt münden bekanntlich die Ausführungsgänge dieser Drüse und der Leber. Letztere hat auf diesem Entwicklungsstadium schon eine ausserordentliche Grösse erlangt, zerfällt in einen rechten und linken Lappen und zeigt den typischen trabeculären Bau. Für eine genaue Untersuchung der sehr feinen und zum Teil vielleicht erst im Entstehen begriffenen Ausführungsgänge der beiden Drüsen und ihrer Einmündungsstelle in den Darm eigneten sich die vorliegenden Schnitte wegen ihrer zu grossen Dicke nicht gut. Deshalb erheben die nachfolgenden Angaben über die Mündungsorte der Ausführungsgänge keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Bei *Dromiceius* konnten am aufsteigenden Schenkel die dicht hintereinander liegenden Mündungen zweier Kanäle der Bauchspeicheldrüse festgestellt werden. Nur wenig weiter hinten liegt die Mündung eines Leberganges. Bei *Anas* mündet ein Pankreasgang gerade in den eigentlichen Bogen der Schlinge. In ziemlicher Entfernung davon, am aufsteigenden Schenkel, befindet sich die Mündung eines weitern Bauchspeichelganges und fast am Ende des Duodenums diejenige eines Leberganges. Bei *Gallus* liegen nach Lillie (1940) die Einmündungsstellen der Ausführungsgänge der Verdauungsdrüsen an der gleichen Stelle wie beim Emu-Keimling. Der dorsale Teil des aufsteigenden Duodenalschenkels biegt ganz allmählich erst in caudaler und schliesslich in ventraler Richtung

um. Es entsteht so ein nach der dorsalen Seite hin konvexer Bogen. Zugleich wendet sich das Darmrohr von hier aus wieder kontinuierlich nach links. Die Mitte dieses Bogens bildet die Grenze zwischen Duodenum und Ileum. Der ziemlich genau in ventraler Richtung absteigende Ileumteil zieht direkt zum Nabel hinunter und bildet dort ausserhalb des Körpers und innerhalb des Ansatzes des Nabelstiels, jedoch noch in der Nähe des Duodenalbogens, wie dieser einen ebenfalls nach der ventralen Seite hin konvexen, grössern Bogen, die sog. primitive Darmschlinge. Von hier geht das Diverticulum coecum vitelli, der obliterierte Überrest des frühern Ductus omphalo-entericus, zum Dottersack ab. Nach diesem Bogen wendet sich das Ileum wiederum der rechten Körperseite zu und steigt gleichzeitig dorsalwärts. Bei *Dromiceius* und *Anas* verlaufen der absteigende und aufsteigende Schenkel der primitiven Darmschlinge bis zur Mündung der Coeca ungefähr parallel. *Gallus* zeigt bereits eine etwas weiter fortgeschrittene Entwicklung, indem sich hier der aufsteigende Schenkel nach vorne und rechts wendet, dann eine kleine, nach hinten und links konvexe Schlinge beschreibt und schliesslich bis zu den Coeca wieder nach rechts und hinten zieht. Es hat hier also eine beträchtliche Verlängerung des aufsteigenden Schenkels der primitiven Darmschlinge stattgefunden, weshalb er sich in weitere Schlingen gelegt hat, ein Vorgang, der nach Gadow (1891) und Maurer (1906) bei sämtlichen Vogelembryonen eintreten soll. Die drei vorliegenden, sehr verschiedenen Vogelgruppen angehörenden Embryonen stellen nun eine recht interessante Reihe verschiedener Differenzierungshöhe der Darmanlage dar. Am fortgeschrittensten erweist sich der Embryo des Hühnchens, während jener der Ente noch mit jenem des Emu auf einer einfacheren Stufe steht. Nun aber ist zu sagen, dass beim adulten *Dromiceius*, wie bei den übrigen Ratiten, gegenüber den Carinaten nach den Befunden von Gadow (1891), Mitchell (1896 und 1901), Pycraft (1901) und Lowe (1928) in Bezug auf die Lagerung des Mitteldarmes Verhältnisse vorliegen, die als primitiver gelten dürfen und noch auffällig an den soeben beschriebenen, relativ einfachen embryonalen Zustand erinnern. Während somit später auch *Anas* eine weitere Komplikation in der Ausbildung der Darmschlingen erfährt, bleibt bei *Dromiceius* bis zum adulten Zustand am deutlichsten die relativ einfache Anordnung der Darmlagerung erhalten.

C. Enddarm.

Die beiden paarigen Coeca, die zu Beginn des Enddarmes auf der linken und rechten Seite voneinander getrennt in denselben einmünden, sind schon recht deutlich erkennbar. Es sind blind endigende Ausstülpungen des Darmrohres, die kopfwärts gerichtet sind und sich dem Ileum anlegen. Ihr Lumen und ihre Wandung sind allerdings beträchtlich dünner als diejenigen des Darmes selbst. Die vorliegenden Embryonen von *Anas* und *Gallus* zeichnen sich durch recht lange Coeca aus, ein Verhalten, das nach Gadow (1891) auch den erwachsenen Tieren eigentümlich ist. Dagegen besitzt der Emu sowohl im embryonalen wie auch im adulten Zustand nur relativ kurze Blinddärme. Nach Mitchell (1901) stellen lange, dünnwandige, am Verdauungsprozess mitbeteiligte Blinddärme ein primitives Verhalten dar. Die Coeca von *Dromiceius* sind jedoch offenbar stark reduziert und funktionell durch das lange und weite Rectum (Enddarm) ersetzt worden (Gadow, 1891), während sie nach Mitchell (1901) bei *Anas* und *Gallus* eine sekundäre Vergrösserung erfahren haben. Der Enddarm selbst zieht in der Mediansagittalebene als gleichmässig gekrümmtes, nach der dorsalen Seite hin konvexes Rohr zur Kloake. Seine Wandung ist bei gleich weitem Lumen deutlich dicker als diejenige des Mitteldarmes. Die Mündung in die Kloake zeigt keinerlei Klappenbildung; sie ist durch einen Gewebepfropf im Lumen des Darmrohres noch verschlossen.

D. Kloake.

Von den drei beim adulten Vogel vorhandenen Abteilungen der Kloake, Coprodaeum, Urodaeum und Proctodaeum, lassen sich auf dem vorliegenden Embryonalstadium erst die beiden letzteren nachweisen. Vom Coprodaeum, dem später grössten Abschnitt, der durch eine Erweiterung des Rectums entsteht, findet sich noch keine Spur vor. Dagegen ist das Urodaeum, das ebenfalls eine allseitige Erweiterung des darauffolgenden Enddarmabschnittes darstellt (Gasser, 1880), gut entwickelt. In diesen Raum münden auf der dorsalen Seite zwei äusserst feine und dünnwandige Kanäle, der rechte und der linke Wolff'sche Gang. Ventral vom Enddarm tritt von vorne her der medial gelegene, in seiner Weite stark

wechselnde, jedoch sehr dünnwandige Allantoisgang in das Urodaeum ein. Er verläuft ungefähr parallel mit dem Enddarm und hernach direkt in den Nabel hinein. In den rundlichen Geschlechtshöcker, der bei *Dromiceius* und *Anas* besonders kräftig entwickelt ist, sendet das Urodaeum in ventrocaudaler Richtung einen kurzen, unter der Spitze des Höckers blind endigenden Kanal. Dieser Gang der später beim Männchen zur offenen Samenrinne umgestaltet wird (POMAYER, 1902), erscheint bei *Dromiceius* recht weit, bei *Gallus* dagegen sehr eng. Bei *Anas* ist er unter der Spitze des Phallushöckers ebenfalls ziemlich weit, jedoch nicht durchgehend. Die frühe Anlage und gute Ausbildung des Geschlechtshöckers und des Uralganges (spätere Samenrinne beim Männchen) bei *Dromiceius* darf wohl als ein recht primitives Merkmal angesehen werden, da auch die Reptilien bekanntlich einen gut ausgebildeten Penis besitzen, der nach HEILMANN (1926) Besonderheiten aufweist, die denjenigen der Vögel gleichen. Einen bei diesen nur schwach ausgebildeten oder gar völlig fehlenden Penis hält FUERBRINGER (1888) für eine Rückbildung.

Gegen das Proctodaeum, das sich als ektodermale Hauteinstülpung zu erkennen gibt, ist das Urodaeum durch eine lockere, zum Teil maschige Gewebebrücke, den Kloakalpfropf, abgeschlossen. Die Durchbrechung dieser sog. Analmembran erfolgt nach GASSER (1880) beim Hühnchen erst am 17. Bebrütungstag. Die Bursa Fabricii, die nach POMAYER (1902) aus einem Endothelspross der dorsalen Wand des Urodaeums hervorgeht und sekundär mit dem Proctodaeum in offene Verbindung tritt, kann bei *Dromiceius* noch nicht mit Sicherheit erkannt werden. Dagegen besitzt sie bei *Anas* und *Gallus* schon ein eigenes Lumen, doch ist ihr Zusammenhang mit dem Urodaeum noch deutlich wahrnehmbar. Mit dem Proctodaeum besteht hingegen noch keine direkte Verbindung. Die Bedeutung der Bursa Fabricii als Bildungsstätte von Lymphzellen wurde von JOLLY (1915) klargelegt. Während die Bursa im adulten Zustand bei den Carinaten nur klein ist oder sogar fehlen kann und mit dem Proctodaeum nur durch eine enge Öffnung kommuniziert, ist sie bei den Ratiten gross und steht in weiter Verbindung mit dem Proctodaeum (vergl. FORBES, 1877; FUERBRINGER, 1888; GADOW, 1891). Immerhin ist sie unter den Ratiten gerade bei *Dromiceius* relativ wenig umfangreich.

VIII. DISKUSSION DER UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE.

Über die Phylogenie der Ratiten stehen sich heute noch, wie schon in der Einleitung kurz erwähnt worden ist, zwei hauptsächliche Ansichten gegenüber. Die eine, die neuerdings durch LOWE (1928) wieder vertreten und auch weiter ausgebaut worden ist, nimmt an, dass die Ratiten direkt von flugunfähigen Reptilienvorfahren hervorgegangen und zu keiner Zeit ihrer Stammesgeschichte im Besitze der Flugfähigkeit gewesen seien. Sie stellten demnach eine von den Carinaten scharf getrennte, einheitliche und in vielen Merkmalen primitive Gruppe von Vögeln dar. Dort, wo bei ihnen eine unbestreitbare Rückbildung ihrer vorderen Extremität eingetreten ist, sei diese durch die Reduktion eines primitiven, generalisierten, flugunfähigen Sauropsidenarmes und nicht eines flugfähigen Carinatenflügels entstanden. Die andere Auffassung, die schon von FUERBRINGER (1888) wohl begründet worden ist und in neuester Zeit auch von STRESEMANN (1927-1934), LAMBRECHT (1933) und ABEL (1939) vertreten wird, besagt, dass die Vorfahren der heutigen Ratiten die Flugfähigkeit besessen und eine allerdings relativ primitive carinatenartige Ausbildung erlangt hätten. Von diesen sog. Protocarinaten seien dann im Laufe der Zeit einerseits durch Weiterentwicklung in der einmal eingeschlagenen Richtung die heutigen Carinaten entstanden, während andererseits, wohl an verschiedener Stelle und zu verschiedener Zeit, sich einzelne Formen auf eine rein kursorische Lebensweise spezialisiert und damit auch sekundär die Flugfähigkeit verloren hätten. Aus diesen sich abzweigenden Gruppen seien infolge der konvergenten Anpassung an die terricole Lebensweise und entsprechender Entwicklung die äusserlich recht einheitlich erscheinenden Ratiten hervorgegangen. Ob die Protocarinaten die Flugfähigkeit schon als rein terrestrische, kursorische Lebewesen (z. B. FUERBRINGER, 1888) oder erst später, nachdem sie zu einer kletternden, wohl arboricolen Lebensweise übergegangen sind (z. B. FUERBRINGER, 1902; STEINER, 1922; ABEL, 1939), erworben haben, spielt bei dieser Ansicht im Hinblick auf die gegenseitige Stellung der Carinaten und Ratiten keine Rolle. Dagegen weicht die Auffassung NOPCSA's (1907, 1923 und 1929),

von dieser zweiten Auffassung über die Stammesgeschichte der Ratiten wesentlich ab und nähert sich dem von Lowe (1928) eingenommenen Standpunkt. Er nimmt nämlich an, die Vorfahren der Ratiten seien nie zu einer kletternden Lebensweise übergegangen, sondern stets kursorische Typen geblieben, die jedoch die Flugfähigkeit, wenn vielleicht auch nur in bescheidenem Masse, unbedingt erlangt hätten. Später sei infolge der Spezialisation auf eine rein kursorische Lebensweise das Flugvermögen wieder verloren gegangen. Bei den Carinaten hätte sich hingegen das Flugvermögen immer weiter entwickelt und damit eine ständig zunehmende Unabhängigkeit vom rein terrestrischen Verhalten ermöglicht. Schliesslich sei dann wenigstens ein Teil von ihnen zur arboricolen Lebensweise übergegangen.

Die vorliegende morphologische Untersuchung der beiden Keimlinge von *Dromiceius* und entsprechender Entwicklungsstadien von Carinaten, besonders von *Anas* und *Gallus*, lieferte nun neben vielen Befunden, die als ganz allgemeine Sauropsidenmerkmale anzusehen sind, auch eine grosse Zahl von Ergebnissen, die mehr oder weniger bedeutungsvolle Anhaltspunkte für die Beurteilung der Stammesgeschichte der betreffenden Vertreter der Ratiten und Carinaten innerhalb des Sauropsidenstammes darstellen.

Zunächst sei festgestellt, dass sich der Keimling von *Dromiceius* gegenüber denjenigen der Carinaten tatsächlich in manchen Merkmalen durch ein ursprünglicheres, reptilienähnliches Verhalten auszeichnet. Solche im Sinne Steiner's (1936) als wirklich primitiv zu bewertende Merkmale des Keimlings von *Dromiceius* sind: Schlanker, gleichmässig nach aufwärts gekrümmter Unterkiefer mit bis zum hintern Augenrande reichender Mundspalte; grosse, paarige Opercularfalten mit deutlichem, vorknorpeligem Gewebekern als Überrest eines Opercularskelettes; relativ schlanker, langgestreckter, walzenförmiger Rumpf; frühes Erscheinen und kräftige Ausbildung des knorpeligen Processus basitrabecularis auf der Unterseite jeder Trabekelendigung der Schädelbasis; grosse Zahl von Rumpfwirbeln und postacetabularen Wirbeln; relative Kürze des knorpeligen Coracoids; der embryonal vorhandene rechte Winkel zwischen Ilium einerseits und Pubis und Ischium andererseits verkleinert sich bis zum adulten Zustand nur auf einen spitzen Winkel, während er bei den Carinaten auf 0° zurückgeht; Vorkommen des Pisiforme im

Tarsus; relativ starke Ausbildung der V. Zehe mit gut verknorpeltem Skelett; Gehirn relativ langgestreckt und schmal; Hirnstamm gegenüber der Basis des Telencephalons massig; relativ schwach ausgebildete Stammganglien des Telencephalons; relativ massige und gestreckte Mittelhirnbasis; grössere Zahl von Spinalnervenpaaren zwischen Arm und Bein; Herzkammerscheidewand, nicht nur wie bei den Carinaten embryonal, sondern wahrscheinlich zeitlebens dicker als Aussenwand der linken Kammer; lebenslängliches Verharren der Mündungsweise der drei Hohlvenenstämme in den linken Vorhof auf einem an die embryonalen Verhältnisse erinnernden Zustand, der bei den Carinaten-Embryonen nur vorübergehend auftritt; weniger weit fortgeschrittene Reduktion der dorsalen Carotiswurzel; vollständiger, längere Zeit funktionierender linker Aortabogen; ehemaliger Truncus arteriosus nicht nur in zwei, sondern in drei Arterienrohre geteilt; geringere Grösse und Wanddicke des Muskelmagens gegenüber dem Drüsenmagen; lebenslängliches Verharren der Darmlagerung auf einem Zustand, der stark an das bei allen Vogelembryonen anfänglich auftretende Verhalten erinnert; frühe Anlage und gute Ausbildung des Geschlechtshöckers und des Uralganges.

Demgegenüber steht aber die Tatsache, dass Merkmale des Embryos von *Dromiceius*, die mit Eigentümlichkeiten der Carinatenkeimlinge, nicht aber der Reptilienkeimlinge übereinstimmen, recht zahlreich sind. Als solche dürfen gelten: Typisch vogelartiger Gesamteindruck; Körperproportionen (z. B. vertikale und horizontale Breite des ganzen Körpers); allgemeine Kopfform; gut ausgeprägte Mittelhirnwölbung; Gesamthabitus der vorderen Extremität, die abgesehen von der geringeren Grössenentwicklung, äusserlich durchaus carinatenartig ist (Richtung der Winkelung; nur drei Fingerstrahlen); frühe Beinanlage äusserlich wie bei terrestrischen Carinaten-Embryonen; Anlage der Federpapillen (relative Grösse derselben und relativ geringe Dichte gegenüber dem adulten Verhalten); im allgemeinen gleichartige Verknorpelungsweise des Skelettes; im allgemeinen nur geringfügige Proportionsunterschiede der Elemente des knorpeligen Schädelskelettes; nur ein Branchialbogenpaar; beträchtliche Zahl der Halswirbel; getrennte Verknorpelung von Coracoid und Scapula; relativ kleiner, spitzer Winkel zwischen Humerus und Radius; Ulna anfänglich gleich

dick wie Radius; Auftreten der gleichen Skelettelemente der Hand in der für die Carinaten-Embryonen charakteristischen, die starke ulnare Abduktion zum Ausdruck bringenden Lage; als Knorpelfortsatz des Iliums sekundär entstandener Processus pectinealis; Oppositionsstellung des Metatarsale I; im allgemeinen carinatenartige Ausprägung des Zentralnervensystems; Grösse und äussere Form des Telencephalons; schwach ausgeprägter Bulbus olfactorius; kräftiger Chiasmawulst; mächtige Entwicklung des Mittelhirnes (Lobi optici); Weiterentwicklung der embryonalen Kleinhirnanlage zum reichgegliederten Cerebellum des adulten Tieres; wahrscheinlich im Entstehen begriffene Ausbildung des Sinus rhomboidalis; Bau und relative Grösse des Herzens und dessen Abteilungen; deutlich ausgeprägter Sulcus interventricularis; Bulbus cordis äusserlich nicht durch scharfe Furche von den Herzkammern abgegrenzt; kräftige Ausbildung des rechten Aortabogens und des rechten Aortarohres; allgemeine Gliederung des Darmrohres; Magen in Drüsen- und Muskelmagen geteilt; getrennte Mündung der Coeca.

Als sekundär eingetretene Reduktionsmerkmale gegenüber den Carinatenkeimlingen sind folgende Erscheinungen beim Embryo von *Dromiceius* anzusehen: Spätes Erscheinen der Federpapillen; frühzeitiges Zurückbleiben der Entwicklung der vorderen Extremitäten; frühzeitiger Stillstand der Längenentwicklung des Humerus und der Dickenentwicklung der Ulna; verspätet und unvollständig eintretende Verknorpelung des Handskelettes; verspätetes und unvollständiges Erscheinen der Phalangen der Hand; frühzeitige, völlige Reduktion von Handwurzelknochen; beginnende Reduktion des Metacarpale I; frühzeitiges und deutliches Zurückbleiben des Metatarsale I; früher, völlig eintretender Schwund des ersten und fünften Tarsale; abgerundete, konische Form des Schwanzes; ventralwärts eingerollter Ventriculus terminalis des Rückenmarkes; Fehlen der Intumescentia cervico-brachialis; kümmerlicher Plexus brachialis.

Von progressiven Merkmalen, die vor allem im Hinblick auf die einseitige Spezialisierung des adulten Emu auf die kursorische Lebensweise zu verstehen sind, weist der Embryo gegenüber den Carinatenkeimlingen folgende Eigentümlichkeiten auf: Beginnende Verlängerung des Halses (grössere Zahl der Halswirbel); rasche, bedeutende Grössenzunahme der hinteren Extremi-

täten; mächtig entwickeltes Ilium; relativ dicke Tibia; beginnende, ausserordentliche Streckung und Kräftigung der Metacarpalia II-IV, besonders des III.; mächtige Intumescentia lumbo-sacralis; kräftiger Plexus sacralis.

Zu den spezifischen Eigentümlichkeiten sind endlich wohl zu zählen: Sehr grosse, stark hervortretende Augen; paarige, frühzeitig schwindende Hautfalten auf der Hinterkopfseite; zunehmende Verschmälerung des Brustkorbes; frühzeitiges Auftreten der Kralle an der mittleren, III. Zehe; mehrere Endknöpfchen der Chorda dorsalis.

Vergleicht man nun diese verschiedenen Merkmalsgruppen nach ihrer stammesgeschichtlichen Bedeutung miteinander, so ergibt sich eindeutig, dass sich die erwähnte Ansicht LOWE's (1928) von der direkten Ableitung der Ratiten aus flugunfähigen Sauriervorstufen nicht halten lässt. Es sprechen zu viele Tatsachen dagegen und keine einzige, wirklich stichhaltige dafür. Vor allem können jene Eigenschaften des Emu-Keimlings, in welchen er mit den Carinaten-Embryonen übereinstimmt und in welchen er sich von den Reptilien-Embryonen entfernt, nicht durch die LOWE'SCHE Theorie erklärt werden. Allein schon die Tatsache, dass die vordere Extremität des Embryo von *Dromiceius* als typischer Flügel angelegt ist und in der Anordnung ihrer Skelettelemente eine deutliche ulnare Abduktion aufweist, die sich, wie bei den Carinaten, nur im Zusammenhang mit der Erwerbung der Flugfähigkeit ausgeprägt haben kann, spricht mit aller Deutlichkeit gegen diese Theorie. Der Einwand LOWE's (1928), bei den Ratiten sei die Pterylose primitiver als bei den Carinaten, wird durch das verspätete Erscheinen der Federpapillen, durch deren identische Anlage mit jener der Carinaten, sowie durch ihre sekundär stattfindende Vermehrung widerlegt. Die Annahme, die beim adulten Tiere einheitliche Coracoscapula sei eine auch embryonal einheitlich entstandene Bildung und könne als solche nicht von einem flugfähigen Vorfahren stammen, ist unrichtig und spricht damit gerade für die abgelehnte Ansicht. Auch das primitivere Verhalten des Gaumenskelettes und der gut ausgebildete Processus basipterygoideus der adulten Ratiten stellt keineswegs einen ernsthaften Einwand dar, da ja auch die Protocarinaten paläognath gewesen sein müssen. Während die Carinaten im Laufe ihrer weiteren Stammesgeschichte neognath wurden, bewahrten die

Ratiten die Paläognathie. Übrigens darf dem unterschiedlichen Bau des Palatoquadratums der adulten Vögel kein allzu grosser phylogenetischer Wert beigemessen werden, da es sich hier um relativ spät in der Ontogenie auftretende Verschiedenheiten handelt. Ferner spricht auch die grosse Zahl der Wirbel keineswegs gegen die Ableitung von *Dromiceius* von flugfähigen Vorfahren, wie Lowe (1928) annimmt, da ja die Wirbelzahl der Protocarinaten unbekannt, jedoch zweifellos grösser gewesen ist als bei den rezenten Carinaten (vergl. *Archaeopteryx*). Die Ratiten haben sich zweifellos auch in dieser Hinsicht konservativer gezeigt als die der einmal eingeschlagenen, auf Steigerung des Flugvermögens zielenden Entwicklung stets unterworfenen Carinaten. Gleiches gilt auch für die primitivere Darmlagerung der Ratiten. Auch stellt die von Lowe (1928) erwähnte gemeinsame Mündung der Coeca, soweit mir bekannt ist, keineswegs ein allgemeines Ratitenmerkmal dar, sondern wurde von Gadow (1891) und Pycraft (1901) ausdrücklich nur als Besonderheit von *Struthio* erwähnt. Auf alle Fälle besitzt der Embryo von *Dromiceius* getrennte Mündungen der Coeca.

Gegen die Ansicht von Nopcsa (1907, 1923 und 1929), die Ratiten stammten wohl von flugfähigen, jedoch stets nur kursorischen, zu keiner Zeit kletternden, reptilienartigen Formen ab, spricht allein schon die Tatsache, dass beim Embryo von *Dromiceius* die I. Zehe wie bei den entsprechenden Carinatenstadien eine ausgesprochene Oppositionsstellung zeigt. Ihre Opposition weist doch ganz eindeutig auf die Funktion als Greifzehe hin, als welche sie nicht nur bei den meisten Carinaten, sondern schon bei *Archaeopteryx* tatsächlich ausgebildet gewesen ist. Eine opponierte erste Zehe konnte aber nur in einem arboricolen Sitzfuss entstehen. Es erscheint ganz ausgeschlossen, dass der Sitzfuss und damit die Opponierbarkeit der Grosszehe im Zusammenhang mit der kursorischen Lebensweise entstanden sein sollte. Wie wenig der ausgeprägte Lauffuss eine Greifzehe verträgt, lässt ja gerade ihre frühzeitige Reduktion beim Emu erkennen, die sogar stärker als jene der ebenfalls reduzierten V. Zehe ist.

Es bleibt also nur noch die von Fuerbringer (1888) erstmals begründete Ansicht über die Entstehung der Ratiten aus flugfähigen Protocarinaten übrig. Sie erscheint als die einzig mögliche Auffassung. Für die einmal erworbene Flugfähigkeit der Vorfahren

von *Dromiceius* zeugt am eindrücklichsten die unzweifelhaft vogelflügelartige embryonale Anlage der vorderen Extremitäten. Im weiteren lassen sich noch besonders folgende Merkmale in dieser Hinsicht auswerten: Getrennte Verknorpelung von Coracoid und Scapula; kräftige Entwicklung des Chiasmawulstes und des Mittelhirnes (Lobi optici); reich gegliedertes Cerebellum; Trennung des Drüsen- und Muskelmagens (Verlust der Zähne). Für die Abstammung von einem carinatenartigen Vorfahren sprechen ferner die vielen Merkmale des Emu-Keimlings, in denen er vollkommen mit den rezenten Carinaten-, nicht aber mit den Reptilien-Embryonen übereinstimmt. Manche primitivere Züge des embryonalen wie adulten *Dromiceius* gegenüber den Carinaten werden durch die selbstverständliche Annahme, dass sich die Protocarinaten in ihren Merkmalen primitiver verhalten haben müssen als ihre Nachkommen, ohne weiteres verständlich. Während sich der Zweig, der die heutigen Carinaten lieferte, immer stärker auf die einmal erworbene und noch nicht sehr bedeutende Flugfähigkeit spezialisierte und so eine starke Progression in denjenigen Merkmalen erfuhr, die mehr oder weniger direkt durch das Fliegen betroffen werden, blieben die Ratiten gerade in diesen Merkmalen relativ stationär und damit gegenüber den rezenten Carinaten primitiv. Dagegen erfuhren sie infolge ihrer Spezialisierung auf die kursorische Lebensweise eine stärkere Förderung in solchen Merkmalen, die für das Laufen wichtig sind. Aus diesem Grunde zeigen sich vor allem im Bereiche der hinteren Extremitäten gegenüber den Carinaten zahlreiche progressive Merkmale. Andere Organe, die infolge der Änderung der Lebensweise ausser Funktion gesetzt wurden (z. B. Flügel und Innervation derselben), erfuhren dagegen eine weitgehende Reduktion.

Die vielen primitiven, reptilienartigen Merkmale des Embryo von *Dromiceius* lassen es nun durchaus als wahrscheinlich erscheinen, dass die Abzweigung dieses Ratiten von den Carinaten auf einem phylogenetisch sehr frühen Stadium, auf welchem die Protocarinaten in ihrem Körperbau noch sehr zahlreiche, reptilienartige Züge aufwiesen, erfolgt sein muss. Auch NAUCK (1930 *b*) hat schon auf Grund der ontogenetischen Veränderungen des Coracoscapularwinkels eine ausserordentlich frühe phylogenetische Divergenz der Ratiten und Carinaten angenommen. Nach meinen Befunden lassen sich ausserdem besonders folgende Erscheinungen

beim Emu-Keimling für diese Annahme verwerten: Die I. Zehe ist im Gegensatz zu derjenigen der entsprechenden Carinatenstadien stärker reduziert als die V. (vergl. S. 352); Teilung des Truncus arteriosus in drei Arterienrohre.

Aus allen diesen Feststellungen ergibt sich die eindeutige Schlussfolgerung: Der Ratite *Dromiceius* stammt von flugfähigen, arboricolen Protocarinaten ab, die sich in manchen Merkmalen viel ursprünglicher verhalten haben müssen als die rezenten Carinaten. Die Trennung dieses ratitenartigen Vogels vom Stamme der Carinaten erfolgte auf einer sehr frühen phylogenetischen Stufe.

IX. ZUSAMMENFASSUNG DER HAUPTRESULTATE.

1. Es wurde versucht, an Hand eines Vergleichs der Organisation eines 15-tägigen Embryos von *Dromiceius novaehollandiae* mit entsprechenden Entwicklungsstadien carinater Vögel die alte Streitfrage zu entscheiden, ob die Ratiten entweder eine selbständige Entwicklung von terrestrischen, flugunfähigen Vorfahren genommen haben oder zusammen mit den Carinaten von flugfähigen Protocarinaten abzuleiten sind.

2. Als neuartiges Hilfsmittel wurde die Methode der Glasplattenrekonstruktion ausprobiert, welche sich auch für embryologische Zwecke als sehr leistungsfähig erwiesen hat.

3. *Dromiceius* erscheint als 15-tägiger Embryo im allgemeinen sowohl in seiner äussern Körperform als auch in der Organisation seiner innern Organe (Skelett, Zentralnervensystem, Herz, Blutgefässe und Darmanlage) durchaus carinatenartig. Daneben weist er aber manche Merkmale auf, die deutlich primitiver als bei den entsprechenden Carinaten-Embryonen ausgebildet sind.

4. Bei *Dromiceius* verknorpelt die Pars canicularis (Ohrkapsel) unabhängig von der Pars occipitalis der Basalplatte.

5. Die Fussplatte der späteren Columella auris stellt bei *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* das Endstück des Hyomandibulare dar. Sie verknorpelt im Zusammenhang mit diesem und unabhängig von der Pars canicularis.

6. Die Verknorpelung der Rippen erfolgt bei *Dromiceius*, *Anas* und *Gallus* unabhängig von derjenigen der Wirbel. In der Pars dorsalis und in der Pars ventralis einer jeden Sternalrippe treten je ein selbständiges Verknorpelungszentrum auf. Die Sternalleiste verknorpelt unabhängig von den Rippen.

7. Im Gegensatz zu den Carinaten-Embryonen, welche eine unpaare Opercularfalte besitzen, zeigt der 15-tägige Emu-Embryo ein Paar auffällige, rundliche Opercularpapillen. Im Innern dieser Papillen konnte ein prochondraler Gewebekern nachgewiesen werden, der als Rest eines Opercularskelettes gedeutet wurde. Bei *Anas* und *Gallus* konnte keine Spur dieses Opercularskelettes gefunden werden.

8. Scapula, Coracoideum und Humerus verknorpeln bei *Dromiceius* wie auch bei *Anas* und *Gallus* unabhängig voneinander. Knorpelzentren, die der Clavicula entsprechen würden, konnten bei keinem dieser Embryonen gefunden werden. Die Clavicula entsteht offenbar als reiner Deckknochen.

9. Trotz der schon frühzeitig eintretenden, sehr starken Rückbildung der vorderen Extremität bei *Dromiceius* gleicht dieselbe doch in allen ihren Merkmalen durchaus der typischen Vogelflügelanlage. Insbesondere konnten in ihrer Skelettanlage dieselben Elemente und in der gleichen, für den Carinatenflügel charakteristischen Anordnung nachgewiesen werden.

10. Auch die Beinanlage des Emu stimmt mit der ursprünglichen Sitzbeinanlage der Carinaten-Embryonen weitgehend überein. Sie erweist sich jedoch trotz der frühzeitig eintretenden progressiven Entwicklung zum typischen Laufbein in einzelnen Merkmalen als ursprünglicher (Anlage des Pisiforme; Rudiment der V. Zehe stärker entwickelt als dasjenige der I. Zehe).

11. Der von Heilmann (1926) für *Archaeopteryx* hervorgehobene prinzipielle Unterschied im Verhalten ihrer Tarsalia gegenüber den rezenten Vögeln besteht nicht. Die angebliche Verschmelzung der Tarsalia mit den entsprechenden Metatarsalia beruht auf einer irrtümlichen Deutung der nachweisbaren Verhältnisse.

12. Die bei den Carinatenkeimlingen vorhandene Intumescentia cervico-brachialis des Rückenmarks fehlt schon dem 15-tägigen

Embryo von *Dromiceius*, was offenbar ein mit der frühzeitigen Rückbildung der Flügel im Zusammenhang stehendes Reduktionsmerkmal darstellt.

13. Bei *Dromiceius* besitzt der 15-tägige Embryo eine stark reptilienähnliche Ausbildung der aus dem Herzen führenden grossen



Fig. 18.
Rekonstruktionsmodell des 15-täg. Embryo von *Dromiceius*.

Arterienstämme (Dreiteilung des Truncus arteriosus; durchgehender linker Aortabogen), die in dieser Ursprünglichkeit bei den Carinaten nicht mehr zu finden ist.

14. Das Verhältnis zwischen Drüsen- und Muskelmagen zeigt beim Emu-Embryo im Gegensatz zu den Carinaten-Embryonen das primitivere Verhalten, bei welchem der Drüsenmagen stärker entwickelt ist.

15. Die paarigen Coeca münden auch beim Emu-Embryo wie bei den Carinaten mit getrennten Öffnungen in den Enddarm.

16. Aus allen Befunden ergibt sich eindeutig die Schlussfolgerung, dass *Dromiceius* von einem flugfähigen, arboricolen Protocarinaten abzuleiten ist. Die embryonale Anlage zahlreicher primitiver Merkmale weist darauf hin, dass die Trennung vom gemeinsamen Vogelstamme auf einer phylogenetisch sehr frühen Stufe erfolgt sein muss.

X. ERKLÄRUNG DER IN DEN TEXTFIGUREN VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN.

Al	Allantoisgang
Am	Analmembran
Ao.d.	Aorta descendens
B.olf.	Bulbus olfactorius
Bp	Basalplatte
ca	Carpale
Ce	Cerebellum
c.f.d.	Centrale fibulare distale
c.f.p.	Centrale fibulare proximale
Ch.d.	Chorda dorsalis
Chk	Chordakrücke
Chw	Chiasmawulst
Coe	Coecum
Cor	Coracoideum
c.r.d.	Centrale radiale distale
c.r.p.	Centrale radiale proximale
c.t.d.	Centrale tibiale distale
c.t.p.	Centrale tibiale proximale
c.u.d.	Centrale ulnare distale
c.u.p.	Centrale ulnare proximale
D.c.v.	Diverticulum coecum vitelli
Dds	Duodenalschlinge
Dm	Drüsenmagen
Ds	Dorsum sellae
Ekn	Endknöpfchen
Ep	Epiphyse
F	Fibula
fi	Fibulare
H	Humerus
Hysp	Hypochordalspange
i	Intermedium
Inf	Infundibulum
l.Aob	linker Aortabogen
l.Aor	linkes Aortarohr
l.Cb	linker Carotidenbogen
l.C.d.	linke Carotis dorsalis
l.d.Aow	linke dorsale Aortenwurzel
L.opt.	Lobus opticus
l.Pa	linke Pulmonalarterie
l.Pb	linker Pulmonalisbogen
l.V.	linker Ventrikel
mc	Metacarpale
Mm	Muskelmagen
Msr	knorpelige Mesenchymröhre
mt	Metatarsale
N.	Gehirnnerv
Ocb	Occipitalbogen
Oe	Oesophagus
Pa	Paraphyse
p.Ds	primitive Darmschlinge
Ph	Praehallux
pi	Pisiforme
Pp	Praepollex
P.pn.	Processus praenasalis
Pr	Pulmonalisrohr
Proc	Proctodaeum
Pst.p.d.	Poststernalrippe, pars dorsalis
Pst.p.v.	Poststernalrippe, pars ventralis
R	Radius
ra	Radiale
r.Aob	rechter Aortabogen
r.Aor	rechtes Aortarohr
r.Cb	rechter Carotidenbogen
r.C.d.	rechte Carotis dorsalis
r.d.Aow	rechte dorsale Aortawurzel
Re	Rectum
Rm	Rückenmark
R.opt.	Recessus opticus
r.Pa	rechte Pulmonalarterie
r.Pb	rechter Pulmonalisbogen
R.T.	Rathke'sche Tasche
r.V.	rechter Ventrikel
Sa.i.	Saccus infundibuli
Sc	Scapula
S.io.	Septum interorbitale
S.iv.	Septum interventriculare
S.n.	Septum nasi
Sp.	Spinalnerv
Sphp	Sphenolateralplatte
Stg	Stammganglion
Stl	Sternalleiste
St.p.d.	Sternalrippe, pars dorsalis
St.p.v.	Sternalrippe, pars ventralis
Su.ie.	Sulcus intraencephalicus
T	Tibia
ta	Tarsale
ti	Tibiale
Tr.c.	Trabecula communis
U	Ulna
u	Ulnare
Ug	Uralgang
Ur	Urodaeum
Ve.m.a.	Velum medullare anterius
Ve.m.p.	Velum medullare posterius
Ve.t.	Velum transversum
V.te.	Ventriculus terminalis
W.G.	Wolff'scher Gang
Wk	Wirbelkörper
I, II, III, IV, V	= Finger-, resp. Zehenstrahlen I—V.

XI. LITERATURVERZEICHNIS.

1939. ABEL, O. *Das Reich der Tiere: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum.* Berlin.

1922. ADOLPHI, H. *Über den Brustkorb und die Wirbelsäule der Vögel.* Z. Anat. Entw.gesch., LXV.

1883. BAUR, G. *Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier.* Morphol. Jb., VIII.

1934. BEER, G. R. DE, and BARRINGTON, E. J. *The Segmentation and Chondrification of the Skull of the Duck.* Phil. Trans. R. Soc. London, B. CCXXIII.

1933. BENNINGHOFF, A. *Herz*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. VI. Bd. Berlin und Wien.

1930. BOAS, J. E. V. *Über das Verhältnis der Dinosaurier zu den Vögeln.* Morphol. Jb. LXIV.

1906. BROOM, R. *On the Early Development of the Appendicular Skeleton of the Ostrich, with Remarks on the Origin of Birds.* Trans. S. Afr. Philos. Soc., XVI.

1920. DUERDEN, J. E. *Methods of Degeneration in the Ostrich.* J. Genetics, IX.

1877. FORBES, W. A. *On the Bursa Fabricii in Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1883. FRORIEP, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion.* I. *Beobachtungen an Hühnerembryonen.* Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

1888. FUERBRINGER, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Bd. I und II. Amsterdam.

1902. —— *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln.* Jena. Z. Naturw., XXXVI.

1891. GADOW, H. und SELENKA, E. *Vögel.* Bronn, Kl. Ord., VI. Bd., 4. Abt., 1. u. 2. Teil, 1893.

1888. GASCH, R. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Vögel und Reptilien.* Arch. Naturg., LIV.

1880. GASSER, E. *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühner-Embryonen.* Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

1906. GAUPP, E. *Die Entwicklung des Kopfskelettes*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, I. Bd., 2. Teil. Jena.

1864. GEGENBAUR, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. I. Carpus und Tarsus.* Leipzig.

1903. GREIL, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., XXXI.

1932. GROEBBELS, F. *Der Vogel: Bau, Funktion, Lebenserscheinung, Einpassung*, I. Bd. Berlin.

1909. GROSSER, O. und TANDLER, J. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus)*, in: Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Heft 9. Jena.

1934. HALLER VON HALLERSTEIN, V. *Äussere Gliederung des Zentralnervensystems*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, II. Bd., 1. Hälfte. Berlin und Wien.

1926. HEILMANN, G. *The Origin of Birds.* London.

1906. HOCHSTETTER, F. *Die Entwicklung des Blutgefässystems*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, III. Bd., Teil 2*a*. Jena.

1924. HOMES, J. H. *On the Development of the Clavicula and the Sternum in Birds and Mammals.* Tijdschr. Nederl. dierk. Ver., ser. 2, XIX.

1937. JACOBSHAGEN, E. *Mittel- und Enddarm: Rumpfdarm*, in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, III. Bd. Berlin und Wien.

1926. JAGER, J. *Über die Segmentierung der Hinterhauptregion und die Beziehung der Cartilago acrochordalis zur Mesodermkommissur.* Morphol. Jb., LVI.

1915. JOLLY, J. *La bourse de Fabricius et les organes lympho-épithéliaux.* Arch. Anat. micr. Paris, XVI.

1888. KANN, M. *Das vordere Chordaende.* Inaug. Diss. Erlangen.

1906. KEIBEL, F. *Die Entwicklung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, I. Bd., 2. Teil. Jena.

1900. KEIBEL, F. und ABRAHAM, K. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus)*, in: Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Heft 2. Jena.

1918. Knopfli, W. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterskelettes bei den Vögeln.* Jena. Z. Naturw., LV.

1901. Kulczycki, W. *Zur Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln, mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines (Gallus, Columba, Anas).* Anat. Anz., XIX.

1906. Kupferer, K. von. *Die Morphogenie des Centralnervensystemes*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, II. Bd., 3. Teil. Jena.

1933. Lambrecht, K. *Handbuch der Paläornithologie.* Berlin.

1913. Lebedinsky, N. G. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens.* Jena. Z. Naturw., L.

1914. —— *Über den Processus pectinealis des Straussenbeckens und seine phylogenetische Bedeutung.* Anat. Anz., XLVI.

1917. —— *Ontogenetische Gestaltveränderung des Meckel'schen Knorpels der Sauropsiden.* Anat. Anz., L.

1940. Lillie, F. R. *The Development of the Chick.* 2. Edition, revised. New York.

1885. Lindsay, B. *On the Avian Sternum.* Proc. Zool. Soc. London.

1928. Lowe, P. R. *Studies and Observations bearing on the Phylogeny of the Ostrich and its Allies.* Proc. Zool. Soc. London.

1921. Mathews, G. M. und Iredale, T. *A Manuel of the Birds of Australia*, Vol. I. London.

1906. Maurer, F. *Die Entwicklung des Darmsystems*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, II. Bd., 1. Teil. Jena.

1888. Mehnert, E. *Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel.* Morphol. Jb., XIII.

1895. —— *Demonstration von vier Straussenembryonen.* Verh. anat. Ges., IX.

1935. Miranda-Ribeiro, A. de. *On some Fœtal and Postfœtal Characters of Mammals and Birds, concerning Scales, Hairs and Feathers.* Proc. Zool. Soc. London,

1896. Mitchell, P. Ch. *On the Intestinal Tract of Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1901. —— *On the Intestinal Tract of Birds: with Remarks on the Valuation and Nomenclature of Zoological Characters.* Trans. Linn. Soc. London, Serie 2, Zool., VIII.

1874. Mivart, St. G. *The Axial Skeleton of the Ostrich.* Trans. Zool. Soc. London, VIII.

1874. Morse, E. *On the Tarsus and Carpus of Birds.* Ann. Lyc. nat. Hist. New York, X.

1880. —— *On the Identity of the Ascending Process of the Astragalus in Birds with the Intermedium.* Anniv. Mem. Boston Soc.

1894-96. Nassonow, N. *Zur Entwicklungsgeschichte des afrikanischen Strausses (Struthio camelus L.).* Arb. Kabinett zool. Labor. Univ. Warschau.

1895. —— *Über das Operculum der Embryonen des Struthio camelus L.* Zool. Anz., XVIII.

1896. —— *Zur Frage über das Operculum bei den Vögeln.* Zool. Anz., XIX.

1930*a*. Nauck, E. Th. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* VII. *Der Coracoscapularwinkel am Vogelschultergürtel.* Morphol. Jb., LXIV.

1930*b*. —— *Die ontogenetischen Änderungen des Coracoscapularwinkels beim Huhn.* Anat. Anz., LXVIII.

1907. Nopcsa, F. *Ideas on the Origin of Flight.* Proc. Zool. Soc. London.

1923. —— *On the Origin of Flight in Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1929. —— *Noch einmal Proavis.* Anat. Anz., LXVII.

1895. Norsa, E. *Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux.* Arch. ital. Biol., XXII.

1904. Oort, E. D. van. *Beitrag zur Osteologie des Vogelschwanzes.* Inaug. Diss. Bern.

1891. Parker, T. J. *Observations on the Anatomy and Development of Apteryx.* Phil. Trans. R. Soc. London. B. CLXXXII.

1866. Parker, W. K. *On the structure and development of the skull in the Ostrich tribe.* Phil. Trans. R. Soc. London, CLVI.

1869. —— *On the structure and development of the skull in the common fowl (Gallus domesticus).* Phil. Trans. R. Soc. London, CLIX.

1888. —— *On the secondary carpals, metacarpals.* Proc. R. Soc. London.

1889. —— *On the structure and development of the wing in the common fowl.* Phil. Trans. R. Soc. London, CLXXIX.

1937. Pernkopf, E. und Lehner, J. *Vorderdarm,* in: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, herausgegeben von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, III. Bd. Berlin und Wien.

1912. Piaz, A. M., Dal. *Über die Herzmuskelklappe des australischen Strausses.* Anat. Anz., XL.

1928. PIIPER, J. *On the Evolution of the Vertebral Column in Birds, illustrated by its Development in Larus and Struthio.* Phil. Trans. R. Soc. London, B, CCXVI.

1902. POMAYER, C. *Die Vögel* (A. FLEISCHMANN. *Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten*). Morphol. Jb., XXX.

1914. PREIN, F. *Die Entwicklung des vordern Extremitätenskelettes beim Haushuhn.* Z. Anat. Entw.gesch., LI.

1901. PYCRAFT, W. P. *On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae).* Trans. zool. Soc. London, XV.

1937. ROLSHOVEN, E. *Rekonstruktionen histologischer Objekte auf durchsichtigen Werkstoffen.* Z. wiss. Mikrosk., LIV.

1890. ROESE, C. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., XVI.

1873. ROSENBERG, A. *Über die Entwicklung des Extremitätenskelettes bei einigen durch die Reduktion ihrer Gliedmassen charakteristischen Wirbeltieren.* Z. wiss. Zool., LXX.

1906. SCHAUINSLAND, F. *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein*, in: Handb. vergl. exp. Entwicklungsl. Wirbeltiere, von O. Hertwig, III. Bd., Teil 2*b*. Jena.

1891. SELENKA, E. Siehe unter GADOW, H. und SELENKA, E.

1911. SIEGLBAUER, F. *Zur Entwicklung der Vogelextremität.* Z. wiss. Zool., XCVII.

1907. SONIES, F. *Über die Entwicklung des Chondrocraniums und der knorpeligen Wirbelsäule bei den Vögeln.* Petrus Camper, IV.

1922. STEINER, H. *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes.* Acta zool. Stockh., III.

1934. —— *Über die embryonale Hand- und Fuss-Skelettanlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogel-Flügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität.* Rev. suisse Zool., XLI.

1936. —— *Über die äussere Gestaltung eines fünfzehntägigen Embryos des Emus, Dromiceius novaehollandiae (Lath.).* Rev. suisse Zool., XLIII.

1938. —— *Der „Archaeopteryx"-Schwanz der Vogelembryonen.* Vjschr. naturf. Ges. Zürich, LXXXIII, Beibl. 30.

1927-1934. STRESEMANN, E. *Aves.* Handb. Zool., VII. Bd., 2. Hälfte.

1896. SUSCHKIN, P. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Schädels der Raubvögel.* Anat. Anz., XI.

1899. —— *Zur Morphologie des Vogelskelettes. 1. Schädel von Tinnunculus.* Mém. Soc. Natural. Moscou, XVI, 2.

1924. Terni, T. *Ricerche sulla cosidetta sostanza gelatinosa (corpo glicogenico) del midollo lombo-sacrale degli uccelli.* Arch. Ital. Anat. Embriol., XXI.

1899. Voeltzkow, A. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Biologie und Entwicklung der äussern Körperform von Crocodilus madagascariensis.* Abh. Senckenberg. naturf. Ges., XXVI.

1887. Wray, R. S. *On some Points in the Morphology of the Wings of Birds.* Proc. Zool. Soc. London.

1890. Zehntner, L. *Beiträge zur Entwicklung von Cypselus melba.* Arch. Naturg., LVI.

XII. ERKLÄRUNG DER TAFELFIGUREN.

Tafel 2.

Fig. 1: *Dromiceius*, 15-täg. Embryo. Rechte Seitenansicht. Opercularpapille auf der Ventralseite des untern Halsansatzes. — Vergr. 3,7×

Fig. 2: *Dromiceius*, 15-täg. Embryo. Rückenansicht. Paarige, papillenartige Hautfaltenbildung auf der Hinterkopfseite. — Vergr. 3,7×

Fig. 3: *Anas*, 8½-täg. Embryo. Rechte Seitenansicht. Unpaare Opercularfalte auf der Ventralseite des untern Halsansatzes. — Vergr. 3×

Fig. 4: *Dromiceius*, ca. 20-täg. Embryo. Linke Seitenansicht. — Vergr. 2,5×

Fig. 5: *Dromiceius*, 15-täg. Embryo. Linke Seitenansicht der Glasplatten-Rekonstruktion. — Verkl. 0,7

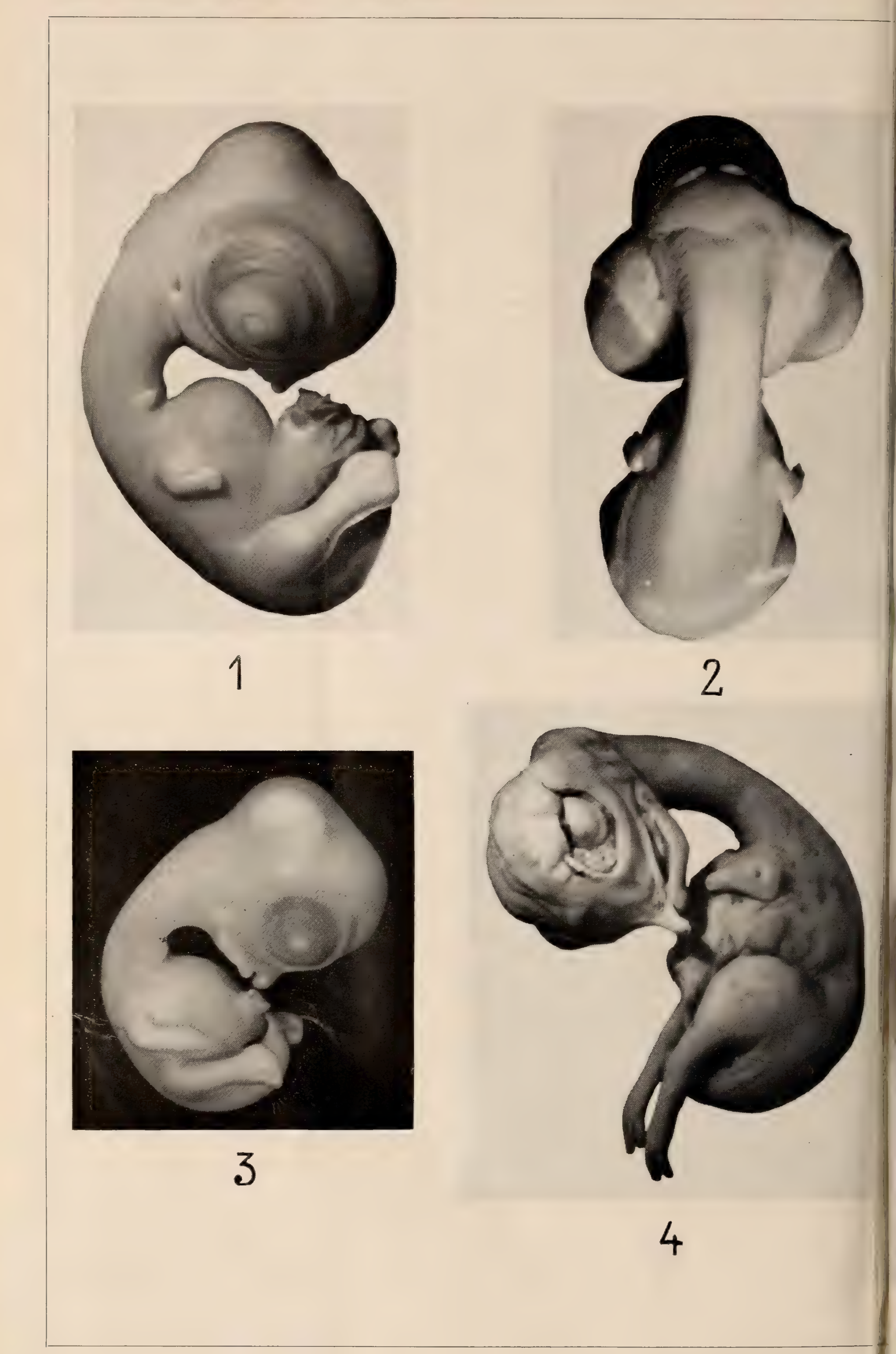
Fig. 6: *Anas*, 8½-täg. Embryo. Linke Seitenansicht der Glasplatten-Rekonstruktion. — Verkl. 0,7

Tafel 3.

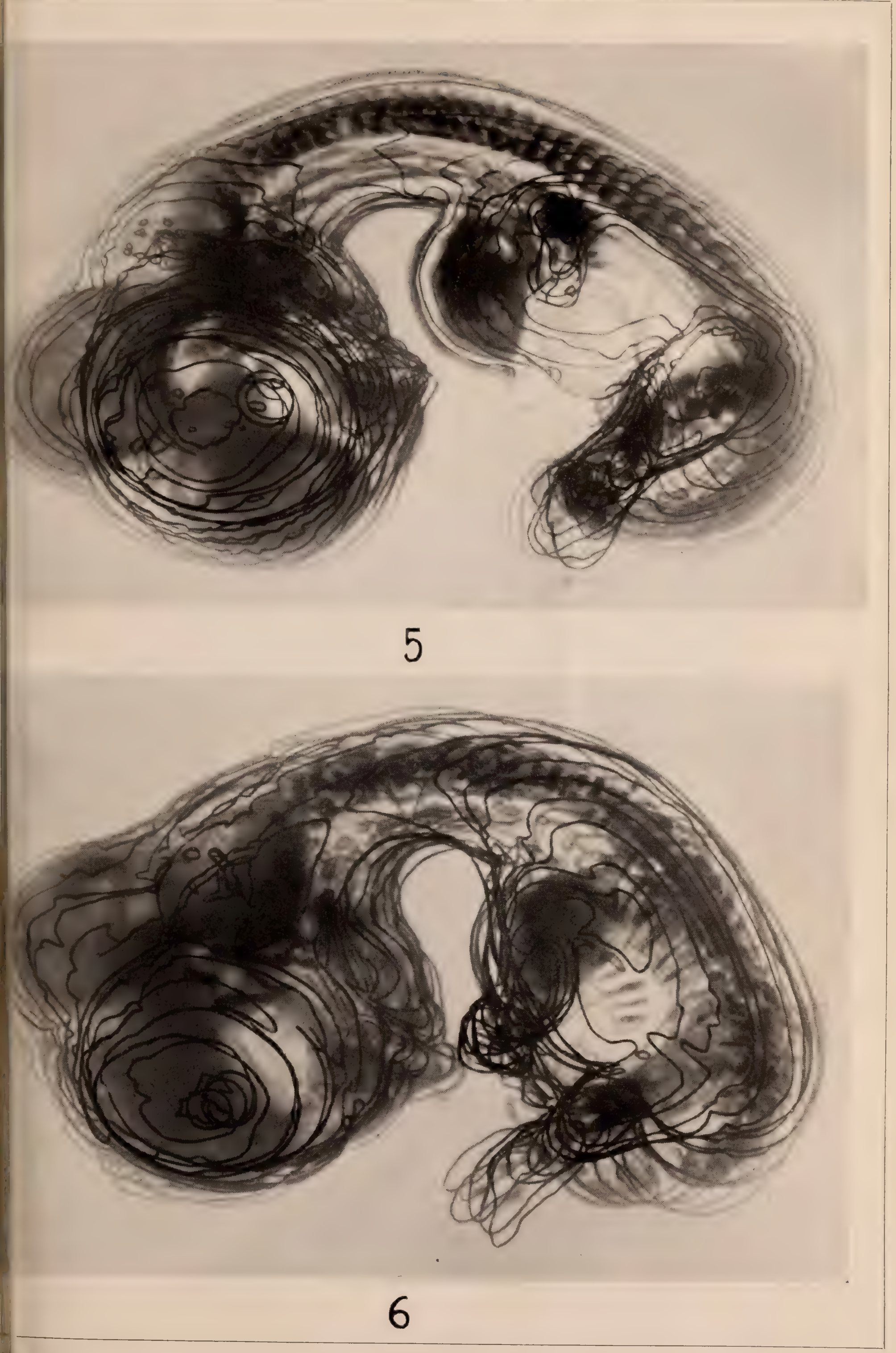
Fig. 7: *Dromiceius*, ca. 20-täg. Embryo. Ventralansicht der hintern Rumpfhälfte und der Beine. Geschlechtshöcker mit sagittalem Einschnitt. — Vergr. ca. 9×

Fig. 8: *Dromiceius*, 15-täg. Embryo. Sagittalschnitt durch die linke hintere Kopfhälfte. Sichtbar sind am rechten Bildrand angeschnitten der 1. Halswirbelkörper, anschliessend nach links die 4 Occipitalbogen, zwischen ihnen die drei Hypoglossuswurzeln und die 1. Spinalnervenwurzel. — Vergr. 50×

Fig. 9: *Dromiceius*, 15-täg. Embryo. Sagittalschnitt durch die linke Opercularpapille mit vorknorpeligem Gewebekern. — Vergr. 50×



H. LUTZ. — STAMM…



5

6



H. LUTZ. — STAMMESGESCHICHTE DER RATITEN.

Tome 49, nº 22 — Décembre 1942

Collembolen aus Palästina, nebst einem Beitrag zur Revision der Gattung *Cyphoderus*

von

Eduard HANDSCHIN

Basel.

Mit 11 Textfiguren.

Das östliche Mittelmeergebiet, besonders Kleinasien, Syrien und Palästina sind in Bezug auf die Erforschung der Collembolen bis heute fast unbekannt geblieben. 1913 berichtet CARPENTER als erster über *Cyphoderus genneserae*, welcher von ANNANDALE in Galilea gefunden worden war. BROWN bearbeitete 1926 eine Sammlung von Collembolen, welche von BUXTON und EVANS in Mesopotamien gesammelt worden waren. Seine Liste hat heute als Grundlage unserer Faunenkenntnis zu gelten. Nach derselben fanden sich in der Umgebung von Amara und Bagdad folgende Formen:

1. *Hypogastrura vernalis* (Carl) = *tigridis* Brown
2. *Hypogastrura armata* (Nicolet) = *buxtoni* Brown
3. *Onychiurus armatus* (Tullb.)
4. *Isotoma viridis* Bourlet f. p.
5. — *viridis* Bourl. var. *riparia* (Nic.)
6. — *viridis* Bourl. var. *decorata* Brown
7. *Isotomurus palustris* (Müll.)
8. *Entomobrya obscurella* Brown
9. — *obscurella* Brown f. *pallida* n. f. = *lanuginosa* Nic.
10. *Sinella humicola* Brown
11. *Pseudosira squamoornata* Schtsch. f. p. = *P. evansii* Brown
12. — *squamoornata* Schtsch. f. *incolorata* Wahlgr. = *Seira pallida* Brown

13. *Lepidocyrtus simularis* Brown
14. *Heteromurus sexoculatus* Brown
15. *Orchesella lineata* Brown
16. *Cyphoderus simulans* Imms = *C. amaranus* Brown
17. *Sminthurus viridis* (L.) Lubb.

Börner fügt dieser Liste 1927 noch an:

Schöttella parvula Schffr.
Friesea bodenheimeri C.B.
Anurida tullbergi Schtt.

Mit diesen Angaben sind aber auch schon alle Quellen erschöpft, welche uns über die Zusammensetzung der Fauna des mittlern Orientes orientieren. Ebenso spärlich werden die Angaben, wenn wir faunistisch den Anschluss nach Westen und Norden suchen. Börner beschreibt 1903 aus der Sammelausbeute von Heymons eine *Entomobrya comosa* und *Sira villosa* aus der Umgebung von Samarkand und *Cyphoderus heymonsi* von Benkoran, und gegen Westen kennen wir aus Griechenland erst *Isotoma viridis* Bourl. (Denis) und nach Strebel *Entomobrya handschini* Stach, *Lepidocyrtus lanuginosus* Tullb. *Pseudosira squamoornata* Schtsch. f. p. und f. *incerta* E. H., *Orchesella bifasciata* Nic. und *Tritomurus terrestralis* Stach.

Zu diesem bekannten Materiale bildet nun die vorliegende Sammlung von J. Palmoni aus Dagania, in der Jordansenke, und von Dr. Steinitz aus der Umgebung von Bethlehem eine wertvolle Ergänzung. Es gestattet uns nicht blos, die Liste der bekannten Formen bedeutend zu erweitern, sondern an Hand eines grössern Materials einzelne kritische Formen gründlich zu revidieren und so Klarheit in schwierige systematische und nomenklatorische Fragen zu bringen, welche schon lange als schwere Belastung empfunden werden mussten. Den Herren Palmoni und Steinitz gilt deshalb auch an dieser Stelle für die Übersendung ihres Materiales unser herzlicher Dank.

Das Material enthält etwa 80 Proben. Dieselben wurden, nach dem Inhalt und der Zusammensetzung zu beurteilen, frei eingesammelt, d. h. nicht mit dem Berlesetrichter ausgesiebt. Somit finden sich auch blos die grössern, auffallenden oder in grössern Mengen anwesenden Formen darin enthalten. Spezielle Sammelmethoden dürften aus dem Gebiete eine weit erheblichere Menge von Arten zu Tage fördern.

In der Verarbeitung stammen alle Funde, soweit sie nur durch Nummern bezeichnet sind, von Dagania, ca. 670 Fuss unter Meeresniveau, aus dem Jordantal. Zu den Funden von Dr. Steinitz werden Ortsangaben gemacht. Genauere ökologische Notizen über die Fundstellen der einzelnen Arten sind zur Zeit nicht erhältlich. Doch wird davon die eigentliche systematische Bearbeitung nicht betroffen.

1. *Hypogastrura armata* (Nicolet) 1841.

Syn. *Achorutes buxtoni* Br. 1926.

Station 6748. 1 Exemplar.

Die Form stimmt mit unsern *armatus* überein. Brown hat auf Grund des Fehlens des ausstülpbaren Sackes zwischen Ant. III und IV seine Art *buxtoni* aufgestellt. Es muss dazu bemerkt werden, dass dieser Sack nur zeitweilig ausgestülpt wird und deshalb nicht immer sichtbar ist. Vielfach ist seine Anwesenheit nur durch eine Hautfalte am Grunde von Ant. IV resp. Ende von Ant. III sichtbar. Dies trifft auch für das vorhandene Tier zu. Da dies der einzige Unterschied ist, welcher *buxtoni* und *armatus* trennt, ist es nicht möglich, die Art *buxtoni* aufrecht zu halten, — sie ist mit *armatus* (Nic.) synonym.

2. *Hypogastrura vernalis* (Carl) 1901.

Syn. *Achorutes tigridis* Brown 1926.

Eine grosse Anzahl von Tieren in den Proben 43 und 5583.

Kfar Iwri. (St.) II/38. Zahlreich.

Hypogastrura vernalis gehört zu den Formen mit starken Dentalhöckern. Der Mucro ist mit einer schmalen Innenlamelle ausgerüstet, welche vor dem Ende des Mucro aufhört. Dabei kann das Ende des Mucro oft einen zahnartigen Hacken aufweisen, wie ihn Brown angibt. Doch ist dies nicht die Regel. Ein Vergleich der Tiere mit *vernalis* aus der Schweiz zeigt völlige Übereinstimmung beider Formen, weshalb *tigridis* Brown als Synonym zu *vernalis* gezogen wird.

3. *Xenylla maritima* Tullberg 1869.

Station 6924. 14 Exemplare.

4. *Achorutes muscorum* Templeton 1835.

Station 7030. 3 Exemplare.

4. *Onychiurus fimetarius* (L. Lubb.) 1766.

Station 7030. 1 Exemplar.

5. *Proisotoma schötti* (Dalla Torre) 1895.

Station 43. 1 Exemplar zusammen mit *Hypogastrura vernalis.*

6. *Isotoma viridis* Bourl. var. *decorata* Brown 1926.

Eine grosse Anzahl von Tieren, welche ohne Zweifel der von Brown geschilderten Form zugehören, fanden sich im Materiale Palmoni vor. Sie fallen sofort durch ihre ausserordentliche Grösse und charakteristische Zeichnung auf.

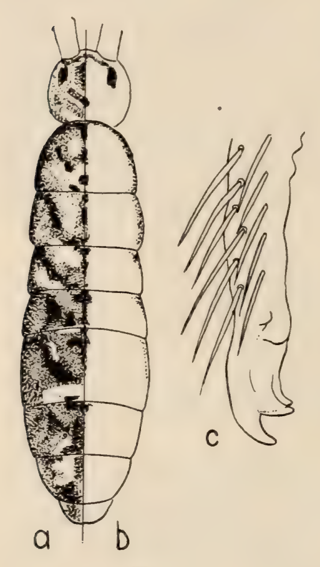


Fig. 1.
Isotoma viridis-decorata Br.
a) f. *obscura* f. nov.
b) f. *pallida* f. nov.
c) Mucro.

Grösse der Tiere 4—6 mm. Farbe gelblichweiss oder grünlich mit violetten Zeichnungen, bestehend aus einem feinen, medianen Längsband über alle Segmente, am Vorderende derselben jeweilen mit einem stärkeren Fleckchen beginnend. Dunkel sind ferner die Seitenränder von Th. II und III. Über alle Segmente, von vorne aussen nach der Mitte hinten verlaufend, befindet sich eine aus einzelnen Flecken bestehende Binde, die so auf jedem Segment eine V-förmige Zeichnung hervorruft. Seiten von Abd. III und IV ebenfalls aussen dunkel gefärbt. Kopf mit schwarzem Ommenfleck und ebensolchem Stirnocellus und Scheitelpunkt. Wangen und Unterseiten vom Ommenfleck aus diffus dunkel gefärbt.

Die Klauen sind lang und schlank, mit zwei Innenzähnen in 2/5 und 3/5 basal-apicaler Distanz. Zwei starke Lateralzähne und

ein Aussenzahn sind vorhanden. Der Empodialanhang zeigt bei den meisten Formen keinen Innenzahn. Hingegen weisen einzelne Individuen einen solchen an allen Beinen, bald aber nur an Bein II und III oder nur an Bein III auf. Empodium mit einer starken Borste jederseits. Mucro dreizähnig, die beiden Antapicalzähne fast auf gleicher Höhe. Borstenbedeckung sehr dicht. Lange Borsten gefiedert, mit Spitzborsten untermischt.

Es liegen im Materiale nun Tiere vor, welche ausser der lateralen Binde an Th. II und III, dem Pigment im Ommenfleck und dem Scheitelpunkt kein weiteres dunkles Pigment aufweisen (f. *pallida* f. nov.).

Andere Exemplare hingegen sind, mit Ausnahme kleiner Stellen längs der ursprünglichen V-Zeichnung an den Segmenten, völlig dunkelblau gefärbt (f. *obscura* f. nov.). Es scheinen somit bei der Varietät ähnliche Farbvarianten zu existieren, wie sie von der Hauptform *viridis* oder von *Isotomurus palustris* (Müll.) beschrieben worden sind. Das Eindunkeln der Formen geht von der Seitenbinde aus, die bei einzelnen Individuen zu einem markanten Längsbande über die ganze Körperseite des Tieres auswächst. Dann greift das dunkle Pigment auf die Oberseite über bis nur noch wenige helle Stellen längs der V-Zeichnung übrig bleiben.

6. *a*) f. *principalis*.

Stationen: 6460 (8)[1], 6992 (4), 6925 (1), 6653 (1), 6994 1), 7322 (4), 6720 (2), 7013 (2), 3848 (2), 6000 (5), 5886 (36), 6167 (8).

Rosh Pinah. (1), Bethlehem 5/III/36. 1 Exemplar.

6. *b*) f. *pallida* f. nov.

Stationen: 6460 (6), 6653 (3), 5886 (4).

6. *c*) f. *obscura* f. nov.

Stationen: 6750 (1), 5886 (2).

7. *Isotomurus palustris* (Müll.) c. B. var. *balteata* (Reut.) 1876.

Station 6655 (1).

[1] Die Ziffern in Klammern bedeuten die Anzahl der Tiere.

8. *Entomobrya obscurella* Brown 1926.

Die von Brown beschriebene *Entomobrya obscurella* ist zweifellos eine der häufigsten Collembolenformen Palästinas. Im vorliegenden Materiale ist sie mit etwa 70 Exemplaren aus 10 Proben vertreten. Die reiche Vergleichsmöglichkeit gestattet mir nun, die Art etwas weiter zu fassen, als dies von Brown geschehen ist. *Obscurella* Brown stellt nämlich nur ein Mittelstadium einer Art dar, welches zu ganz hellen und ganz dunkeln Stadien durch alle Übergänge verbunden ist.

Auffallend ist bei allen vorliegenden Tieren die weisse Körpergrundfarbe. Immer bleiben die Extremitäten hell. Die Antennen nehmen bei grossen Tieren allerdings oft eine leicht violette Tönung auf Ant. III und IV an. Doch kommt es nicht zu einer eigentlichen Pigmenteinlagerung. Beine und Furka bleiben stets hell; nur Subcoxen und Coxen färben sich wie die Unterseite von Thorax und Abdomen dunkel.

Charakteristisch ist ferner für alle Tiere, welcher Form sie auch angehören mögen, eine sehr feine und diffuse, oft kaum sichtbare bläuliche oder violette Färbung, die mehr oder weniger gleichmässig über das ganze Tier verteilt ist. Sie lässt im Ganzen die Zeichnungselemente der dunkeln Tiere an hellen Exemplaren schon schwach hervortreten.

8. *a*) f. *pallida* f. nov.

Syn. *Entomobrya lanuginosa* Brown 1926.

Stationen: 7089 (1), 6842 (2), 6918 (2), 6672 (1), 6703 (1).

Die hellen Exemplare zeigen von oben betrachtet zunächst den schwarzen Ommenfleck am Kopfe mit der dunkeln Binde zum Frontalocellus; Thorax und Abdomen scheinen von oben fein dunkel eingesäumt zu sein; etwas dunkler treten an Th. II, III und Abd. II laterale Flecken hervor, ebenso an den Seiten und am Hinterrand von Abd. IV und V. Abd. IV trägt etwa in der vordern Hälfte stets zwei kurze Seitenstriche, die sehr scharf abgezeichnet sind und deshalb besonders auffallen müssen. Diese Striche persistieren bei allen Zeichnungsvarianten als besonders dunkle Linien.

8. *b*) f. *intermedia* f. nov.

Stationen: 6919, 6747, 6918, 6703, 6995, 5887 (3).

Mit stärkerer Ausbreitung des diffusen Pigmentes erscheinen die Tiere wie beraucht. Gleichzeitig beginnen sich aber von den auf dem vorigen Stadium erwähnten Pigmentstellen die dunkeln Partien auszudehnen und sich in Flecken und Binden zu ordnen. So zieht eine mehr oder weniger zusammenhängende dunkle unregelmässig begrenzte Binde von den Seitenrändern von Th. II bis an den Hinterrand von Abd. IV. Besonders stark dehnen sich die Flecken an Abd. I—IV aus. Dunkel werden auch die Subcoxen und Coxen aller Beine. Am Kopfe dehnt sich dunkles Pigment vom Ommenfleck nach hinten über die Wangen aus. An Abd. III werden der Hinterrand und die Seiten gegen IV hin dunkel. Lateral, etwa über dem charakteristischen Strich auf Abd. IV, beginnt sich ein Fleck vom Hinterrand des Segmentes nach vorne auszubilden und schliesst sich mit entsprechenden Flecken auf Abd. II und I, seltener mit einem solchen auf Th. III zu einer teilweise unterbrochenen lateralen Längsbinde zusammen. An Abd. IV finden wir einen dunkeln Hinterrand, eine Längsbinde neben dem hellbleibenden Seitenrand und einen isolierten Mittelflecken jederseits von der dunkeln Längslinie nach innen. Dunkel werden Seiten und Hinterrand von Abd. V. Die Ausdehnung der dunkelpigmentierten Stellen wechselt, ebenso die Intensität des feinst verteilten violetten Pigmentes, welches namentlich in den Seitenpartien zwischen den beiden Seitenlängsbinden auffällt.

8. *c*) f. *principalis.*

Stationen: 6719 (4), 6997 (7), 6721 (8), 6921 (3), 6996 (1), 6673 (2), 5887 (6).

Dem eigentlichen Typus von *obscurella* entsprechen Tiere, welche eine sehr starke Vermehrung des violetten Pigmentes aufweisen. Im Grundtypus der dunkeln Zeichnung treten die gleichen Elemente auf wie bei den beiden vorher geschilderten Formen. Hingegen wird die sonst fast weiss erscheinende Fläche zwischen den dunkelblauen Zeichnungselementen ganz übergossen mit feinstem violetten Pigment. Frei bleibt davon eine feine, weisse mediane Rückenlinie von Th. II bis Abd. IV, laterale ovale und

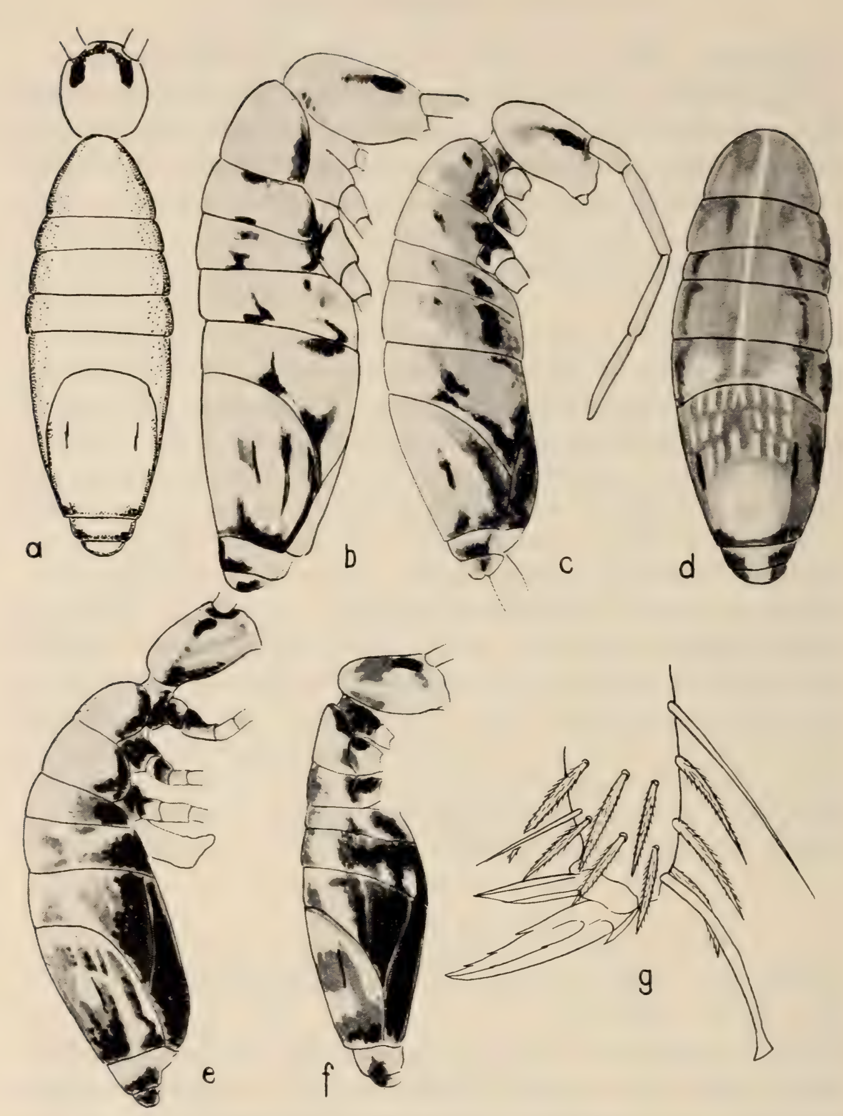


Fig. 2. — *Entomobrya obscurella* Br.

a) f. *pallida* f. nov. (= *lanuginosa* Br.).
b) f. *intermedia* f. nov.
c) *d*) f. *principalis*.
e) *f*) f. *extrema* f. nov.
g) Klaue.

elliptische Flecken am Vorderrande von Abd. IV, wobei der vorderste, der sich der Rückenlinie anschliesst, stets gegabelt ist. Heller violett bleiben die ganze hintere Partie von Abd. IV zwischen den dunkeln Seitenstrichen und ebensolche Flecken an Abd. II und III.

8. *d*) f. *extrema* f. nov.

Stationen: 6918, 6995, 6747, 6703.

Als extremen Fall betrachte ich Individuen, bei denen das dunkle Pigment sich auf die ganze Unterseite ausgedehnt hat. Am Kopf geht das Zügelband fast bis zum Kehlfleck. Th. I ist ganz dunkelblau. Th. II mit dunkelm Vorder- und Seitenrand. Th. III mit dunkelm Seitenrand. Coxen und Subcoxen aller Beine sind dunkel. Spuren von Pigment dringen auch in die Trochanteren ein. Abd. I—IV zeigen alle Sternite und die Unterseite dunkelblau. Dabei füllt das Pigment die ganze Fläche zwischen den lateralen und Zwischenbinden aus, oft an den Hinterrändern der Segmente querbindenartig sich gegen die Mitte vorschiebend. An Abd. IV wird die Binde zwischen den Mittelstrichen breit geschlossen; allerdings bleibt das Pigment in der Mitte weniger dicht als auf den Seiten. So dicht und stark sich das Pigment hier auch ausdehnen mag, immer bleiben die beiden Seitenstriche erkennbar, und die Extremitäten bewahren die weisse Farbe. Eine Eindunklung macht sich blos in Ant. III und IV bemerkbar.

Hervorzuheben ist ferner, dass sich Tiere von allen Färbungstypen in ein und derselben Probe finden können. Eine Differenzierung derselben nach Standorten ist nicht durchzuführen. Nach der absoluten Einheitlichkeit des vorliegenden Materiales zu schliessen, dürfte auch die von Brown als *Entomobrya lanuginosa* (Nic.) bezeichnete Form in den Bereich der geschilderten f. *pallida* gehören.

Morphologisch entsprechen Gestalt der Klaue und des Mucro genau den Angaben Browns. Die Klaue besitzt drei Innenzähne und einen basalen Aussenzahn. Der Empodialanhang ist breit und innen abgeschrägt. Dem starken Keulenhaar opponiert befindet sich eine ungefiederte Spitzborste. Besonders auffallend sind an der Aussenseite der Tibiotarsen lange Borsten, etwa jede dritte Haarreihe sich folgend, welche die Länge des Keulenhaares erreichen. Der Mucro ist dreizähnig, sein Basaldorn ist sehr schwer sichtbar.

9. *Entomobrya disjuncta* Nic. 1841.

In der Zustellung der vorliegenden Tiere zu *disjuncta* herrscht nicht völlige Klarheit. Doch kommt nach der Ausbildung ihrer Zeichnungselemente, welche ja bei Entomobryen eine wichtige Rolle spielen, *disjuncta* als erste Form in Betracht. Im allgemeinen bleibt als Grundlage für eine richtige Zuweisung zu den einzelnen bestehenden Formen dieser Gattung stets ein grosses Vergleichsmaterial die wichtigste Voraussetzung. Die wenigen vorliegenden Tiere fanden sich mit solchen von *obscurella* zusammen. Sie unterscheiden sich aber so vollständig von denselben, dass sie eine gesonderte Besprechung verdienen.

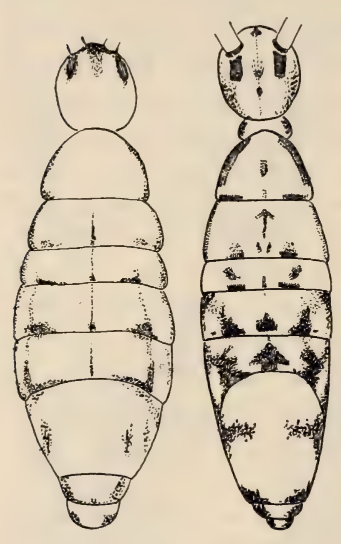


Fig. 3.
Entomobrya disjuncta (Nic.)
Zwei Varianten.

Länge der Tiere ca. 1,5 mm. Weiss mit dunkeln Zeichnungselementen. Am Kopf sind der Ommenfleck, eine Binde zum Ocellus und ein kurzes medianes Stirnband dunkel. Kehle und Kopfunterseite mit dunkelm, diffusen Pigment. Von oben betrachtet erscheinen die Aussenkonturen aller Segmente dunkel, ebenso eine feine Mittellinie von Th. II bis Abd. III—Hinterrand reichend. Hinterrand von Abd. I—III auf kurze Strecke, beiderseits der Mediane, dunkel. Von der Aussenseite dieses Bindenstückes gehen kurze Längsstreifen nach vorn und bilden so eine semilaterale Längsbinde. Abd. IV mit feinem aber scharfem Lateralfleck in der Mitte. Hinterrand von Abd. V und zwei Flecken auf VI dunkel. Von der Seite gesehen zeigen sich ein breiter dunkler Saum an Th. II und III und laterale, unzusammenhängende Flecken an Abd. I—IV. Coxen und Subcoxen aller Beine sind dunkel, die Extremitäten hell. Klaue mit drei Innenzähnen und einem Aussenzahn. Empodialanhang einfach. Keulenhaar und Beborstung der Tibiotarsen normal. Mucro mit zwei Zähnen und Basaldorn.

Stationen: 7031 (2), 6921 (2).

Ein weiteres Tier, das der gleichen Färbungsgruppe zugehört, stammt von Rosh Pinah (8./XI/37). Die Seitenbinde ist stärker ausgeprägt. Die Zwischenflecke aller Segmente sind stärker ausgebildet und namentlich nach vorne erweitert. Es entsteht so eine allerdings vorn an den Segmenten unterbrochene Längsbinde von Abd. II nach hinten gehend. An Th. II und III finden sich nur Hinterrandstriche, welche in der Mitte nicht zusammentreten. Die Mediane ist auf Kopf und Th. II bis Abd. III ausgeprägt. Auf Abd. II und III verbreitern sich die medianen Längsstriche nach hinten stark, sodass unabhängig von den Seitenflecken mediane Dreiecksflecke entstehen. Abd. IV trägt ein unterbrochenes schmales medianes Querband. Abd. V und VI sind lateral gefleckt. Die Antennen bleiben hell.

Eine dunkle Mittellinie, wie sie die vorliegenden Formen aufweisen, in Verbindung mit den geschilderten Zeichnungselementen treffen wir bei *unistrigata* Stach aus Spanien, *disjuncta* Nic. aus Europa, *quinquelineata* C.B. aus Deutschland, Polen und Marokko, ihrer Form *trilineata* Stach aus Ungarn und *handschini* Stach aus Ungarn an. Grosse Ähnlichkeit besitzen nun die vorliegenden Tiere mit *unistrigata* Stach, speziell was die Ausbildung der Medianen anbetrifft, welche dort auch nach vorne an Th. II endet. Doch weisen die halblateralen Seitenbinden im Verein mit den medianen Dreieckselementen eher auf *disjuncta* Nic. hin, welcher Art die Tiere vorläufig beigeordnet werden.

Disjuncta Nic. wird von Bonet meines Erachtens zu unrecht bei *nivalis* (L.) untergebracht. Die Anordnung der Zeichnungselemente in fünf Längsbinden, welche sich auf jedem Segmente in nach hinten sich verbreiternde Dreiecke anordnen, ist jedoch so typisch und sonst bei keiner andern Form nachgewiesen, dass eine Vereinigung dieser beiden Arten nicht gerechtfertigt ist.

10. *Entomobrya* sp.

Berg Carmel. 1 Exemplar.

Eine besondere Form, welche gewisse Ähnlichkeiten zu *E. schötti* Stach und *decemfasciata* Packard aufweist, liegt leider nur in einem einzigen Exemplare vor. Die ca. 1,5 mm grosse Form besitzt an den Segmenten Th. II bis Abd. III dunkle Hinterrandbinden, welche an Abd. II seitlich sich mit den Seitenbinden des Thorax

verbinden. Vorderrand von Th. II breit dunkelgesäumt. Abd. IV mit breiter medianer Zickzackquerbinde. Vorder- und Hinterrand von Abd. V dunkel, Abd. VI hell. Kopf mit schwarzem Ommenfleck und breiter Binde um die Antennenbasis zum Ocellus. Ant. I mit schwarzem Apicalring, ebenso ist Ant. II im letzten Drittel, Ant. III ganz und Ant. IV an der Basis schwarz. Das Ende von Ant. IV ist weiss. Durch die Färbung von Kopf und Antennen unterscheidet sich die vorliegende Art von allen bis jetzt bekannt gewordenen Entomobryen. Sie besitzt, wie schon betont, die grösste Ähnlichkeit mit *schötti* Stach. Doch erstreckt sich bei dieser Form die Dunkelfärbung der einzelnen Segmente auf die Segment-Vorderränder.



Fig. 4.
Entomobrya sp.

11. *Lepidocyrtus octoculatus* Caroli 1914.

Stationen: 6652 (5), 6920 (1), 7000 (3), 58 (1), 6923 (2).

Eine Anzahl kleiner Lepidocyrten mit vier Ommen jederseits und typischen Lepidocyrtusklauen — also ohne starken basalen Flügelzahn — veranlassen mich, die seinerzeit durchgeführte Vereinigung von *Lepidocyrtus octoculatus* Caroli und *Pseudosinella octopunctata* C.B. durch erneuten Vergleich aufzuheben. Es handelt sich in der Tat um zwei deutlich getrennte Formen. *L. octoculatus* Caroli zeigt die vier Ommen nahe beisammen in einem Viereck stehend, während bei *Pseudosinella octopunctata* C.B. das hintere Omma weit von den vordern, in einem Dreieck stehenden, entfernt ist. Die Klaue weist dabei zwei normale Innenzähne auf, die nicht „flügelartig" ausgebildet sind, und ausserdem stehen über denselben noch zwei Distalzähne. *Octopunctata* C.B. besitzt nur einen solchen; der distale fehlt. Ein schwaches Keulenhaar ist entwickelt.

Länge der Tiere 0,8—1,2 mm. Farbe weiss mit Ausnahme des schwarzen, viereckigen Ommenflecks und der leicht violetten Enden von Ant. III und IV. Subcoxen und Coxen aller Beine mit

blauem Pigment. Neben rein weissen Tieren befinden sich solche in der Sammlung, welche fein diffus verteiltes violettes Pigment über den ganzen Körper aufweisen. Körper mit grossen Rundschuppen bedeckt. Ommen vier jederseits, nahe beisammen in einem Viereck stehend, auf schwarzem Ommenfleck. Antennen kurz, nur etwa 1½ mal die Länge des Kopfes erreichend. Abd. III : IV = 1 : 3—4. Klaue mit zwei basalen und zwei Innenzähnen in der distalen Klauenhälfte. Die basalen Zähne stehen auf gleicher Höhe. Der Empodialanhang ist einfach, lanzettlich. Keulenhaar vorhanden. Mucro zweizähnig, mit Basaldorn, von langen Fiederborsten der Dentes überragt. Geringelter Dentesteil langsam in den ungeringelten übergehend.

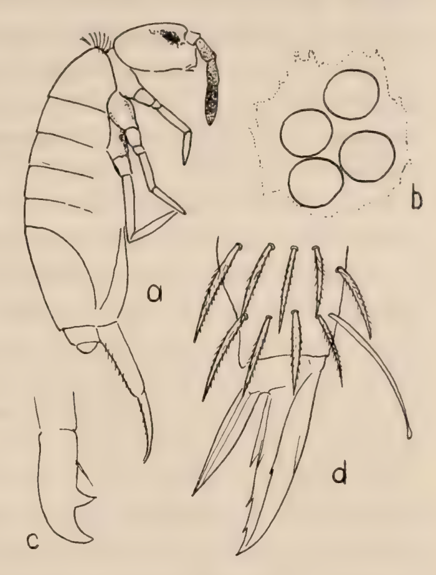


Fig. 5.
Lepidocyrtus octoculatus Caroli.
a) Habitus.
b) Ommenfeld.
c) Mucro.
d) Klaue.

Die vorliegende Form dürfte also mit der Art von Caroli aus Tripolitanien, sowie mit Stachs Form aus Albanien übereinstimmen. Sicher ist sie von den zentraleuropäischen Pseudosinellen verschieden, während die Möglichkeit besteht, dass Börners *Pseudosinella octopunctata* var. *picta*, aus Sizilien, die Art von Caroli darstellt, die als eine im ganzen Mediterran-Gebiet weitverbreitete Art gelten darf.

Gen. *Pseudosira* Schött. 1893.

Unter den *Lepidocyrtus*-Arten stellen diejenigen mit falciformen Mucronen, die heute in den Gattungen *Lepidocyrtoides* Schött, *Lepidocyrtinus* C.B., *Drepanocyrtus* Handschin, *Mesira* Schtsch. und *Pseudosira* Schtt. untergebracht worden sind, ein eigenartiges nomenklatorisches Problem dar, das schon verschiedentlich be-

sprochen worden ist und auch hier noch einmal aufgerollt werden soll. Die prinzipielle Frage die sich uns dabei darstellt, lässt sich neben der nomenklatorischen Prioritätsfrage dahin summieren: stellen die oben aufgezählten Gattungen und Untergattungen eine Einheit dar, in welcher die falciformen Mucronen eines der wichtigsten Merkmale darstellen würden, oder ist dieses Merkmal wirklich verschiedensten Gattungen eigen?

Zum ersten Male hat Schött 1893 eine *Lepidocyrtus*-Art mit sichelförmigen Mucronen aus Kamerun mit dem Namen *Pseudosira* belegt. Den Typus *Pseudosira elegans* hat er 1925 und 1927 erneut beschrieben. Zusammengefasst lautet seine Diagnose: „Ant. II—IV fast gleichlang, IV leicht länger, ungeringelt, mit retraktilem Endkolben. Ant. Org. III vorhanden. Ommen 8 jederseits. Abd. IV etwas mehr als dreimal so lang als Abd. III. Klauen mit paarigen Proximal- und zwei Distalzähnen. Pseudonychien klein. Furca beschuppt, Dentes geringelt, Mucro falciform."

Die Diagnose zeigt also, dass als wesentliches Merkmal den *Lepidocyrtus*-Arten gegenüber die Gestalt des Mucro in den Vordergrund tritt. Alle andern Merkmale sind nicht typisch; sie treten bei sämtlichen Gattungen und Untergattungen der Familie auf, im Verein natürlich mit spezifischen Eigenheiten.

1898 folgt Schtscherbakow mit seiner Gattung *Mesira*. Er schreibt:

„Die Gattung *Mesira* steht den Gattungen *Sira*, *Pseudosira* und *Drepanura* am Nächsten, unterscheidet sich aber von ihnen durch ein grösseres Abd. IV und durch das schwach über den Kopf vorragende Mesonotum und stellt im übrigen eine andere Kombination der Merkmale der drei genannten Gattungen dar. Auch die Gattung *Calistella* erinnert stark an *Mesira* infolge des dichten Borstenkleides und wegen ihrem grossen Abd. IV, unterscheidet sich aber durch die Zahl der Ommen, die Form der Mucrones und der Klauen."

Das stärkere Vorspringen von Th. II und die verschiedene Länge von Abd. IV allein genügen nun aber auf keinen Fall, um die beiden Gattungen zu trennen oder speziell um *Mesira* zu charakterisieren. Beide Merkmale sind individueller Natur und bei Tieren ein und derselben Population grossen Schwankungen unterworfen. Alle andern Merkmale sind auch für *Pseudosira* charakteristisch, mit welcher *Mesira* auch in der Form der Mucronen übereinstimmt.

1903 stellt nun Börner *Pseudosira* als Untergattung zu *Lepido-*

cyrtus und schreibt, dass dazu wahrscheinlich noch *Mesira squamoornata* Schtsch. zu rechnen sei, scheidet aber des weitern noch Formen aus, welche bei wenig vorspringendem Mesonotum Rundschuppen besitzen, falciforme Mucronen und sekundär geringelte Antennen IV aufweisen (Subgen. *Lepidocyrtinus*).

1906 endlich definiert er *Pseudosira* als mit retraktilem Endkolben, beschuppten Dentes (gegenüber *Sira*) versehen und scheidet davon, je nachdem die Ringelung der Ant. IV fehlt oder vorhanden ist, die Untergattungen *Pseudosira* und *Mesira* aus, zu welch letzterer er *Lepidocyrtinus* schlägt. Dabei wird das Charakteristikum der Mucronenform, das wie wir gesehen haben, ursprünglich das einzige, wirklich brauchbare Merkmal der Gattung war, fallen gelassen. *Mesira calolepis* und *javana* aus Java und *gigas* aus Japan haben neben Spitzschuppen entomobryide Mucronen. 1925 habe ich nun selbst die Börnersche Unterscheidungsweise in die Auffassung der Gattung tragen helfen und dabei leider nicht in der gewünschten Weise zur Klärung der Frage beigetragen. Die Börnersche *Mesira* hat mit derjenigen von Schtscherbakow nichts zu tun. *Mesira* Schtsch. ist synonym zu *Pseudosira* Schtt. Die Bezeichnung *Mesira* hat demnach aus der Literatur zu verschwinden und darf nicht einfach als Neubezeichnung für ein anderes Genus Verwendung finden. *Mesira* C.B. 1913 ist für Formen gebräuchlich, welche am besten in die Nähe von *Sira* gestellt werden. Schött hat für solche Tiere den Namen *Lepidosira* geprägt (1925). Sie besitzen Spitzschuppen mit langen Rippen, geringelte letzte Fühlerglieder und Mucronen mit zwei Zähnen und Basaldorn. Ob und wie weit eine Aufteilung der Gattung *Pseudosira* durch das Auftreten eines geringelten letzten Antennengliedes gerechtfertigt ist, kann nicht endgültig entschieden werden. Bei *lesnei* Den. und *flagellata* C.B. wird von den Autoren eine deutliche Ringelung abgebildet. Doch können Schrumpfungen der Präparate im Verein mit den in Ringen stehenden Borsten subjektiv eine Ringelung vortäuschen. Auf jeden Fall wäre dieses Merkmal kaum genügend, eine eigentliche Gattung von *Pseudosira* abzuspalten. Mit der Diagnose von *Pseudosira* Schtt. 1893 sind also alle Lepidocyrtusformen mit falciformen Mucronen umschrieben. Von ihnen wären eventuell solche mit ausgesprochener Antennenringelung als *Lepidocyrtinus* C.B. (Subgen.) abzutrennen.

Lepidocyrtoides Schött stellt meines Erachtens einen unhaltbaren

Sammelbegriff dar. Die einzelnen Formen sollten erst einer gründlichen Revision unterzogen werden; denn nach der Gattungsdiagnose fallen alle Formen, die Schött hier unterbrachte, mit *Lepidocyrtus* zusammen. Auch das ausgesprochene Mesonotum prominens kann nicht als Gattungsmerkmal gelten, es sei denn, dass auch *Lepidocyrtus paradoxus* und seine verwandten Formen zu einer eigenen Gattung gestempelt werden.

Drepanocyrtus Handschin 1925 ist fallen zu lassen. Formen, die mit ihr übereinstimmen, gehören zu *Pseudosira.*

Betrachten wir nun die Systematik der Lepidocyrtinen auf diese Weise, so treffen wir das Merkmal der falciformen nur an einer Stelle. Wir erhalten nachfolgende Einheiten:

1. Tiere mit langen, grobstreifigen Spitzschuppen und ventral unbeschuppten Dentes. Mucronen entomobryid.
   2. Ant. IV ungeringelt
      Gen. *Sira* Lubbock 1869
   2* Ant. IV sekundär geringelt.
      Gen. *Lepidosira* Schött. 1926
      Typus *calolepis* C.B.

1* Tiere mit feingestreiften Rundschuppen und ventral beschuppten Dentes.
   3. Mucronen entomobryid, mit 2 Zähnen und Basaldorn.
      4. Dentes unbedornt.
         5. Klauen ohne basale Flügelzähne.
            Gen. *Lepidocyrtus* Bourlet 1839
         5* Klauen mit basalen Flügelzähnen, Ommenzahl meist reduziert.
            Subgen. *Pseudosinella* Schäffer 1897
         5** Klauen und Emp. A. mit Flügelzähnen; Ommen fehlen.
            Gen. *Lepidosinella* Handschin 1920
      4* Dentes bedornt.
         6. Dornen einreihig.
            Gen. *Acanthurella* Börner 1906
         6* Dornen mehrreihig.
            Gen. *Acanthocyrtus* Handschin 1925

3* Mucronen sichelförmig.

7. Ant. IV einfach.

Gen. *Pseudosira* Schött 1893

7* Ant. IV geringelt.

Subgen. *Lepidocyrtinus* Börner 1903

Als Resultat dieser Betrachtungsweise und zugleich als Beantwortung der eingehends gestellten Frage können wir festhalten, dass *Pseudosira* Schött als Gattung bestehen bleibt. Hingegen haben als Synonyme zu verschwinden *Mesira* Schtsch. und *Drepanocyrtus* Handschin. *Mesira* C.B. mit den Typen des Kreises *calolepis* hat eingezogen zu werden und wird ersetzt durch *Lepidosira* Schött. *Lepidocyrtinus* Börner bleibt vorderhand als Untergattung von *Pseudosira* bestehen und bezeichnet bis auf weiteres die Formen mit „geringelten" Antennen IV. *Lepidocyrtoides* Schött wird aufgehoben. Das Merkmal der falciformen Mucronen gehört somit als Charakteristikum nur einer Gattung zu. Alle früher angeführten Differenzen, welche eine weitere Trennung der Gattung aufstellen liessen, sind hinfällig; sie genügen nicht, um eine Trennung zu rechtfertigen.

Wenn so die Aufteilung der Unterfamilie der Lepidocyrtinen sich bedeutend vereinfacht, so bieten sich bei der Bestimmung der einzelnen Arten der Gattung *Pseudosira* ähnliche grosse Schwierigkeiten, wie sie bis jetzt bei der Umschreibung der Gattung bestanden haben. Es hängt dies teilweise damit zusammen, dass jeweilen von den einzelnen Autoren nur eines oder nur sehr wenige Tiere zur Diagnostizierung vorlagen und dass es der relativen Seltenheit der Arten wegen nicht möglich war, etwas über die eigentliche Variationsbreite einer Form auszusagen. So finden wir in der Literatur eine grosse Anzahl Formen, die zusammengeführt werden müssen, da sie auf Beschreibung von Färbungsformen ein und derselben Art oder gar auf der Beschreibung von Jugendstadien beruhen.

12. *Pseudosira squamoornata* Schtsch. 1898.

Syn. *Sira dollfusi.* CARL 1899, p. 3, fig. 1—3; 1901, p. 269. — DENIS 1921, p. 128; 1924, p. 268.
Lepidocyrtinus dollfusi. HANDSCHIN 1925, p. 167; 1928, p. 7. — BOIZOWA 1931, p. 123. — DENIS 1931, p. 96. — SCHUBERT 1933 in LÜDICKE u. MADEL, p. 296. — STREBEL 1937, p. 127.
Pseudosira dollfusi. SCHÖTT 1927, p. 14. — STACH 1930, p. 299.
Mesira squamoornata. SCHTSCHERBAKOW 1898, p. 18, fig. 25—28. — SKORIKOW 1901.

In ähnlicher Weise wie für die Gattung stellt sich die Frage auch für die einzelnen Arten der Gattung *Pseudosira*. Auch hier sind sehr viele Formen beschrieben worden, deren Berechtigung mit Vorbehalt aufgenommen werden muss. Entweder handelt es sich um Formen, zu deren Beschreibung nur ein einziges Tier vorlag oder dann aber sind die Arten so schlecht umschrieben oder abgebildet, dass es ohne Vorlage der Typusexemplare oder von Locotypen nicht mehr möglich ist, eine Identifikation vorzunehmen. Was nun das Aufstellen von Arten nach einzelnen Exemplaren anbetrifft, so ist dies im allgemeinen nur dort angängig, wo wirklich starke morphologische Differenzen die vorliegende Form weitgehend von den bereits bekannten Arten abheben. Dies zu ermessen, wird in den meisten Fällen dem erfahrenen Systematiker leicht sein. Hingegen ist es meines Erachtens sehr gewagt, um nicht zu sagen unstatthaft, bei Formen, deren Unterscheidung nur nach der Tracht vorgenommen werden kann, wie dies bei den Formen der Gattungen *Entomobrya* oder hier bei *Pseudosira* der Fall ist, nach einem einzelnen, ja oft sogar nach einem defekten Exemplar eine Artbeschreibung vorzunehmen, wie dies leider in vielen Fällen geschehen ist. Dazu kommt die starke Tendenz vieler Autoren, bei Vergleichen möglichst weit geographisch getrennte Formen herbeizuziehen, anstatt diejenigen der Nachbargebiete näher zu betrachten. Bei Individualbeschreibungen, wie sie oft als Diagnosen der Formen aufgestellt werden, ist es ferner leichter, Unterschiede zu konstruieren, als es bei grössern Materialien möglich ist, geringfügige Differenzen zu einem einheitlichen Bilde zu vereinigen und damit eine Form zu umschreiben.

Die mit *squamoornata* Schtsch. bezeichnete Form liegt nun im vorliegenden Materiale in zahlreichen Exemplaren vor.

Stationen: 6704 (1), 5890 (1), 6164 (1), 3650 (18), 5888 (6), 5999 (8), 6167 (1), 268 (2), 5887 (1). 267 (4), 5889 (Reste von *Pseudosira* zahlreich).

Rosh Pinah, 23/IX/37 (2).

Dies gestattet nun einen direkten Vergleich der verschiedenen aus dem Mittelmeer stammenden Formen auszuführen. Es sind dies die unter folgenden Namen beschriebenen Arten:

Sira domestica Nic. 1841
Mesira sqamoornata Schtsch. 1898
Sira dollfusi Carl 1899
Lepidocyrtus flavovirens Börner 1903
— *incoloratus* Wahlgren 1906
— *pulchellus* Wahlgren 1906
— *jaegerskjöldi* Wahlgren 1906
— *traegaardhi* Wahlgren 1906
Sira obscuriventris Denis 1924
— *lesnei* Denis 1924
— *banjulensis* Den. 1924
— *rosei* Denis 1924
Lepidocyrtinus incertus Handschin 1926
Lepidocyrtoides tuneatus Stach 1926
Pseudosira evansi Brown 1926

Vor allem interessieren uns die beiden Formen *squamoornata* Schtsch. und *dollfusi* Carl, da mit ihrer genauen Umschreibung eventuell das Bild der übrigen Arten sich verändert. Es ist diese Betrachtung auch besonders wichtig, da für beide Formen, was die Färbung anbetrifft, eine ziemliche Variationsbreite angegeben wird.

Schtscherbakow fügt seiner lateinisch gehaltenen Diagnose von *squamoornata* folgenden Text bei:

„Die Ant. ist viergliedrig und erreicht etwa 3/5 der Körperlänge. Ant. IV ist am längsten, die andern Glieder werden nach der Basis zu kürzer. Im Leben werden sie aufgerichtet getragen, ähnlich wie bei *Lepidocyrtus curvicollis* Bourl. Häufig trifft man defekte Antennen an. In diesem Falle wird das letzte dritte Glied beträchtlich verlängert. Ant. I, II, III, IV = 1, 1⅓, 2, 2⅓. Tibia mit Keulenhaar von der Länge der Klaue. Klaue mit drei Innenzähnen. Emp. A. zahnlos, lanzettlich. Furca lang, ca. $^3/_5$ der Körperlänge erreichend. Manubrium etwas kürzer als die Dentes, dorsal mit Fiederborsten bedeckt. Dentes geringelt, mit ca. 60 Chitinkerben. Mucrones sichelförmig, beidseitig von langen Fiederborsten bedeckt, was die Beobachtung sehr erschwert.

„Ommen 8+8. Mesonotum sehr schwach vorragend (25 μ). Kopf

ein wenig nach unten geneigt, wie bei Formen mit vorragendem Mesothorax. Abd. IV sechsmal länger als Abd. III. Farbe des mit Schuppen bedeckten Tieres kohlschwarz mit schneeweissen Streifen. Vier Längsstreifen auf dem vordern Körperabschnitt (Th. und Abd. I+II) und zwei Querstreifen auf Abd. IV und V. Zeichnung durch die Schuppen erzeugt, deren Bau an diejenigen von *Sira domestica* erinnert. Schwarze Schuppen bei bestimmtem Einfallswinkel des Lichtes weisslich erscheinend. Körper besonders an Kopf und Thorax mit dichtem Besatz von Spatelborsten. Neben diesen Spatelborsten finden sich noch dicke, spitzendende Fiederborsten an Furca und den Beinen, Körperunterseite, Antennen und Abd. IV oben. An Ant. IV senkrecht zur Oberfläche stehende Spitzborsten und einige lange, feine, schwachfiedrige Härchen auf Abd. IV (Bothriotriche). Haut fein chagriniert. Länge 2½ mm.“ [1].

Schtscherbakow hat, wie er in der Einleitung zu seiner Arbeit sagt, seine Tiere nach lebendem Material beobachtet und gezeichnet. Dies ist wichtig im Hinblick auf die Beurteilung seiner Beschreibung und Abbildungen, sowie bei einem Vergleich seiner Beschreibung und derjenigen, die Carl ein Jahr später zu seiner *Sira dollfusi* gegeben hat. Vergleichen wir die beiden Schilderungen genau, so finden wir dass Carl eigentlich nur die feine Bezahnung an der Aussenseite des Empodialanhanges festgestellt hat. Sonst stimmen die Beschreibungen bis in alle Details miteinander überein. Carl hat nach Präparaten gezeichnet, Schtscherbakow offenbar nach lebendem Material. Die Differenz in der Genauigkeit, die auch bei Carl nicht über den Stand der Abbildungen der Jahrhundertwende hinausgehen, ist also leicht erklärlich und wir dürfen uns nicht zu stark bei der Beurteilung und Betrachtung derselben verlieren. Was uns aber an seiner Schilderung besonders auffallen muss, ist das Hervorheben der schwarzen, blauschillernden Beschuppung mit den charakteristischen weissen Streifen, die je nach der Unterlage und dem Standorte variiert. Denis sagt 1921 von *Mesira squamoornata* Schtsch.:

„ressemble étrangement à l’espèce de Carl. N’ayant pas en main les matériaux nécessaires pour trancher la question, je me contente de signaler ici cette identification, que je crois possible, encore qu’un peu déconcertante.“

Börner hat 1908 seine zentralafrikanische *laeta* der Art *squamoornata* nahe gestellt und betont, dass nur ganz geringfügige

[1] Die Übersetzung des russischen Textes verdanke ich der Freundlichkeit von Dr. A. Erni, dem auch an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen sei.

Unterschiede zwischen beiden festzustellen seien. Ähnlich wie *Entomobrya* können sie nur durch Farbunterschiede diagnostiziert werden. Wenn auch in der Folgezeit *squamoornata* immer mehr in der Literatur verschwand und durch *dollfusi* Carl ersetzt wurde, so geschah dies deshalb, weil die Neubeschreibung von Denis den Formen aus Dijon den Namen *dollfusi* und nicht denjenigen Schtscherbakows beilegte. Er hätte aber mit genau der gleichen Berechtigung einen dritten, neuen Namen in die Literatur einführen können, denn aus Diagnose und Zeichnungen zu den Originaldiagnosen geht ein Unterschied beider Formen nicht hervor, und jede moderne Beschreibung hat auf soviele andere und neue Punkte zu achten, die seinerzeit noch nicht bewertet wurden, dass jede Neubeschreibung ganz anders lauten wird als die Diagnosen älterer Kollegen.

Dies gilt nun in besonderm Masse für die Form aus Palästina, von welcher eine Menge Tiere in einzelnen Proben vorliegen, welche gestatten auch über die Variationsbreite des Farbkleides etwas auszusagen. Wenn auch über das Aussehen des lebenden Tieres keine Notizen vorliegen, so zeigt sich die Tracht der Tiere bei völliger morphologischer Gleichheit so variabel, aber in der Zeichnung ineinander überfliessend, dass wir alle auftretenden Varianten als zu ein und derselben Art gehörend betrachten müssen, wenn schon verschiedene derselben bereits unter dem Artenreichtum der Gattung *Pseudosira* (*Lepiodcyrtinus*, etc.) untergebracht worden sind.

Squamoornata-dollfusi ist eine Lepidocyrtine von typisch xerophilem Charakter, die in den Mittelmeergegenden, dem Balkan, dem nahen Orient und offenbar durch das Niltal hinauf bis zu den Centralafrikanischen Seen weite Verbreitung besitzt. An xerothermen Stellen Mitteleuropas findet sie sich gelegentlich kolonienweise, so in der Süd- und Südwestschweiz und in der Umgebung von Perm, von wo sie Boizowa meldet, allerdings nicht als *squamoornata* Schtsch. sondern als *dollfusi* Carl.

Pseudosira dollfusi Carl hat eingezogen zu werden. Sie ist synonym zu *squamoornata* Schtsch. Zu dieser Art gehören ferner als Farbvarianten, resp. Jugendformen:

Sira obscuriventris Denis,
Lepidocyrtus incoloratus Wahlgren,

Lepidocyrtoides tuneatus Stach,
Lepidocyrtinus incertus Handschin,
Pseudosira evansi Brown.

Morphologisch zeichnen sich die Formen durch die langen Antennen aus, welche mehr als doppelte Kopflänge erreichen. Ant. II und III sind meist von gleicher Länge, doch treten bei manchen Tieren geringe Schwankungen auf, welche individueller Natur sein dürften. (Bei 11 Exemplaren waren III und II gleich lang, bei 8 war jeweilen II länger als III und bei 8 III länger als II.) Beim grössten und kleinsten Exemplare finden sich folgende Masse: Kopf : Körper; - Ant. I : II : III : IV = 52 : 170; - 16 : 30 : 28 : 52. - 23 : 76; - 6 : 11 : 11 : 18. Das Verhältnis von Abd. III : IV schwankt zwischen 1 : 3—4,8. Es ist dabei nicht immer leicht festzustellen, da das dichte Schuppenkleid die Segmentgrenzen stark verdeckt und der Kontraktionszustand der Tiere sehr verschieden ist. Fehler in den Messungen können deshalb leicht unterlaufen. Der Zustand der Ringelung der Antennen ist ebenfalls recht verschieden. Meist ist dieselbe nur durch die ringförmig angeordneten Borsten angedeutet. Eine Ringelung der Fühler, wie sie z. B. bei Tomocerinen oder *Heteromurus* auftritt, zeigt sich nirgends. Hingegen können auch hier Schrumpfungen, wie sie an frisch gehäuteten Tieren in Alkohol leicht eintreten, eine solche stark vortäuschen.

Die Klauen weisen eine charakteristische Bezahnung auf. Basal finden sich zwei starke Innenzähne auf gleicher Höhe. Von beiden distalen Innenzähnen kann derjenige, der der Klauenspitze am nächsten steht, in der Stärke der Ausbildung beträchtlich schwanken. Oft ist er schwer sichtbar, namentlich bei kleinern Exemplaren. Zwei Lateralzähne und ein Aussenzahn sind stets vorhanden. Die Bezahnung der Aussenlamelle des Empodialanhangs ist vorhanden, doch in der Ausbildung und Stärke sehr schwankend.

Der Mucro ist sichelförmig, der geringelte Dentesteil vom ungeringelten plötzlich und stark abgesetzt. Das Mesonotum ist schwach vorragend, jedoch nie über den Kopf vorgezogen. Die grossen, fein gerippten Rundschuppen sind besonders an den Segmentgrenzen stark entwickelt. Sie sind dunkel pigmentiert (in Alkohol braun gefärbt) und mögen im Leben den Tieren ein charakteristisches Farbkleid verleihen.

Betrachten wir diese Merkmale für die sicher in den Verwandtschaftskreis der vorliegenden Art fallenden Formen des Mittelmeergebietes, so ergiebt sich folgendes Bild:

Art	Grösse	Abd. III : IV	Klaue	Zahl der Tiere, welche der Diagnose zugrunde lagen
squamoornata Schtsch.	2,5 mm	1 : 6	3 iZ [1]	sehr viele nach lebendem Material
dollfusi Carl	2–3 mm	1 : 4,5	4 iZ, 1 aZ, 2 lZ	sehr viele von verschiedenen Autoren
incoloratus Wahlgr. .	1 mm	1 : 3	3 iZ, 2 lZ,	einzelne Tiere
obscuriventris Denis .	1,8 mm	1 : 4	3 iZ, 2 lZ	1 defektes Exemplar
tuneatus Stach. . . .	3 mm	1 : 5	4 iZ, 2 lZ, 1 aZ	1 Exemplar
incertus Handschin .	2 mm	1 : 4,2	4 iZ, 2 lZ, 1 aZ	3 Exemplare
evansi Brown.	2,5 mm	1 : 3,5	4 iZ, 2 lZ, 1 aZ	viele
Tiere von Palästina .	2–3 mm	1 : 3–4,8	4 iZ, 2 lZ, 1 aZ	ca. 50 Tiere

[1] iZ = Innenzahn; aZ = Aussenzahn; lZ = Lateralzahn.

Diese Tabelle zeigt zunächst an, dass es sich bei den untersuchten Tieren von *incoloratus* und *obscuriventris* wie auch bei *incertus* um Jungtiere handelt. Mit Ausnahme der beiden kleinsten Formen *incoloratus* und *obscuriventris* zeigen alle Formen gleiche Klauenbeschaffenheit. Hingegen wurde weiter oben bereits darauf hingewiesen, dass der letzte Innenzahn der Klaue in der Stärke der Ausbildung schwankt und auch hier bei einzelnen Exemplaren recht schwer zu sehen war. Es dürfte sich beim Auftreten dieses Merkmals um ein typisch larvo-adultes Merkmal handeln, wie wir es z. B. in den Dentalzähnen der Tomocerinen finden. Schwankend ist eigentlich nur das Längenverhältnis von Abd. III : IV, das aber wenn wir von den Messungen von Schtscherbakow, welche offenbar nur an einem lebenden Tiere ausgeführt wurden, wie wir aus seinen Zahlen schliessen müssen, absehen, nur zwischen 1 : 3—1 : 5 sich bewegt. Diese Schwankungen zeigen sich aber nun auch bei Tieren innerhalb einer Population. Bedenken wir ferner, dass *obscuriventris* und *tuneatus* sich in der Diagnose auf einem einzigen Exemplare aufbauen, so dürfen wir angesichts der Konstanz der morpholo-

gischen Merkmale und der starken, schon von Schtscherbakow und Carl angegebenen Variabilität der Form in der Farbtracht sicher schliessen, dass wir es bei all den genannten Formen, sowie bei den vorliegenden Tieren mit ein und derselben Art zu tun haben, für welche als gültiger Name *squamoornata* Schtsch. zu gelten hat. Will man die einzelnen Farbvarianten ausscheiden, so wären dafür die einzelnen Typen, entsprechend den im Laufe der Zeit ausgeschiedenen Varianten zu verwenden.

12. *a*) f. *incolorata* Wahlgren 1906.

Syn. *Lepidocyrtus incoloratus* Wahlgren 1906.
Sira dollfusi Carl var. *pallens* Denis 1923.
Lepidocyrtoides tuneatus Stach 1924.
? *Lepidocyrtus domesticus* C.B. 1903.

Ganz helle Tiere. Nur der Ommenfleck und der Stirnocellus sind dunkel gefärbt. Der Körper ist dicht mit braunen Schuppen bekleidet, die teilweise in Querbinden angeordnet sind.

Probe: 5999 (1).

12. *b*) f. *incerta* Handschin 1925.

Syn. *Lepidocyrtinus incertus* Handschin.

Helle Tiere mit dunkelblauem Pigment. Dieses ist besonders auf dem Kopf stark ausgedehnt. Immer sind Schnauze und Kopfunterseite dunkel, doch kann der ganze Kopf dunkelblau werden. Ebenso sind Ant. I, Subcoxen und Coxen sowie die Trochanter aller Beine dunkel. Rostbraunes Pigment wird nur schwach an den Seiten von Abd. IV, seltener am Thorax eingelagert.

Proben: 5890 (1), 5704 (1), 6164 (1), 3650 (5), 5999 (5).

12. *c*) f. *obscuriventris* Denis 1924.

Syn. *Sira obscuriventris* Denis.

Grundfarbe wie bei der vorigen. Der Kopf bleibt jedoch oberseits und an den Wangen meist hell. Dafür dehnt sich das dunkle Pigment über die ganze Unterseite aus. Ähnliche Tiere lagen mir seinerzeit aus Proben von Dijon vor, die ich der Freundlichkeit Prof. Denis verdanke. Sie wurden seinerzeit als *dollfusi* aufgefasst.

Proben: 7164 (1), 5999, 3650.

Auch hier zeigt sich bei einzelnen Tieren bereits rostbraunes Pigment an den Körperseiten und überdeckt den violetten Farbton stark.

12. *d*) f. *principalis.*

Syn. *Sira dollfusi* Carl.
Pseudosira evansi Brown.

Als solche fasse ich Formen auf, bei denen die ventrale Pigmentierung schwächer ist. Dafür treten an den verschiedensten Segmenten Pigmentspuren auf; besonders zeigen sich solche als Binden an Abd. IV und dann am Vorderrande des Thorax. Zum blauen Pigment tritt nun in besonders starker Ausbildung die rostbraune Farbe, welche namentlich am aufgehellten Tiere die violette Farbe überlagert. Dunkel werden so die Seiten des Tieres und das Ende des Abdomens; doch tritt die helle Grundfarbe der Tiere stets als weissliche Flecken an allen Segmenten hervor. Die Tiere entsprechen so den Abbildungen, welche Schtscherbakow, Carl und Brown von ihren Arten gegeben haben.

Wie und ob sich die andern von Denis und Wahlgren aus dem Mediterrangebiet beschriebenen Arten dieser oben dargelegten Auffassung von *squamoornata* einordnen, kann ich nicht entscheiden. Es bedarf dazu einer gründlichen Revision der Typenexemplare, was im gegebenen Momente leider unmöglich ist. Hingegen muss immer wieder darauf hingewiesen werden, dass bei den Lepidocyrten auf keinen Fall Arten sich auf Individualbeschreibungen begründen können, es sei denn, dass sich die Formen durch genügende morphologische Merkmale von den bereits bekannten Arten differenzieren.

13. *Heteromurus major* Moniez 1889.

Syn. *Heteromurus melittensis* Stach 1924.
? *H. caerulescens* Börner 1903.

Durch die Aufstellung der Arten *melittensis* Stach und *caerulescens* C.B. ist die Frage der Artberechtigung von *major* verschiedentlich diskutiert worden. Auffallen muss dabei aber besonders die Tatsache, dass Börner, der die Arbeit von Moniez, in welcher *major* aufgestellt wird, nicht zitiert und Denis und Stach ihre Studien über das Material von Moniez und die Fauna von Malta gleich-

zeitig publizierten. Denis kommt dann 1927 nochmals auf *major* zu sprechen und vergleicht die drei Formen, ohne jedoch positiv eine Vereinigung vorzunehmen. Auch Stach scheint *major* zu übersehen. Denis erwähnt nun, dass *melittensis* keinen Basaldorn besässe. Stach schreibt darüber: „Mucro zweizähnig ohne den Dorn, welcher eine für diese Gattung typische Form hat", d.h. dass der Dorn nicht als dritter Zahn gerechnet werden darf. Denis ist an der nicht ganz klaren Ausdrucksweise, die das wesentliche im Nachsatze hervorhebt, mit der Übersetzung gestrauchelt. Die Differenzen der beiden Formen sind also noch geringer als Denis sie angibt. Denis stellt sich nun die Frage, ob *melittensis* und *coerulescens* mit *major* vereinigt werden dürfen, glaubt aber, dass es sich möglicherweise um drei verschiedene, doch nahe verwandte Formen handeln könne, deren morphologische Charaktere sich teilweise überdecken könnten. Wenn wir dies auch zugeben können, müssen wir eben die nämliche Möglichkeit für alle neuen Lokalfunde einer Art festhalten. Damit gehen wir aber über jedes systematische Ziel hinaus und verlassen die diesem Wissenszweig gesteckte Aufgabe, nämlich die Fülle der sich darbietenden „Fälle" zu ordnen. Sicher braucht es ein grosses Material und namentlich Tiere aus einer Zucht oder einer einheitlichen Population, um dies einwandfrei tun zu können. Andrerseits darf man sich aber auch die Frage stellen, wie und wo eine Form zu klassifizieren wäre, wenn die konstatierten Differenzen gegenüber den bekannten und gut beschriebenen Merkmalen einer Form nur so gering sind, dass sie nicht einmal in den Bereich individueller Variation fallen können. Genügt in einem solchen Falle eine kleine räumliche, wenn auch absolute Isolierung, wie sie die Trennung Italien-Sizilien oder Malta darstellen, um Arten aufrecht zu erhalten, die von den genannten Gebieten beschrieben worden sind, wenn andrerseits Formen des gleichen „Artbereiches" mit stärkern Divergenzen von Frankreich, Italien und den Azoren unter einem Namen vereinigt werden ?

Individualbeschreibungen zur Charakterisierung von Arten scheinen mir, namentlich wo es sich um sehr ähnliche Formen handelt, gefährlich zu sein. *Melittensis* ist an Hand eines einzigen Stückes aufgestellt worden. Eine Differenz mit *major* ist nicht aufzufinden. *Coerulescens* C.B. hingegen, welche Art seit 1903 nicht mehr gefunden wurde, ist nur mit Vorbehalt zu *major* zu stellen. Wenn auch wesentliche Merk-

male, wie die Klauenbeschaffenheit, mit *major* übereinstimmen, so ist doch bei ihr nach Börners Angabe das Längenverhältnis von Abd. III : IV verschieden von *major*. Bei den vorliegenden *major*-Formen messe ich für das Verhältnis 1 : 1,2—1,5. Die Tiere von Moniez zeigen nach Denis ein solches von 1 : 1,4, *melittensis* ein solches von 1 : 1,3, während Börner für *coerulescens* 1,8—2 angibt.

Länge der Tiere 2,5—3 mm. Habitus *Tomocerus*-artig. Kopf mit hoher, senkrecht abfallender Stirn. Antennen fünfgliedrig, Ant. III

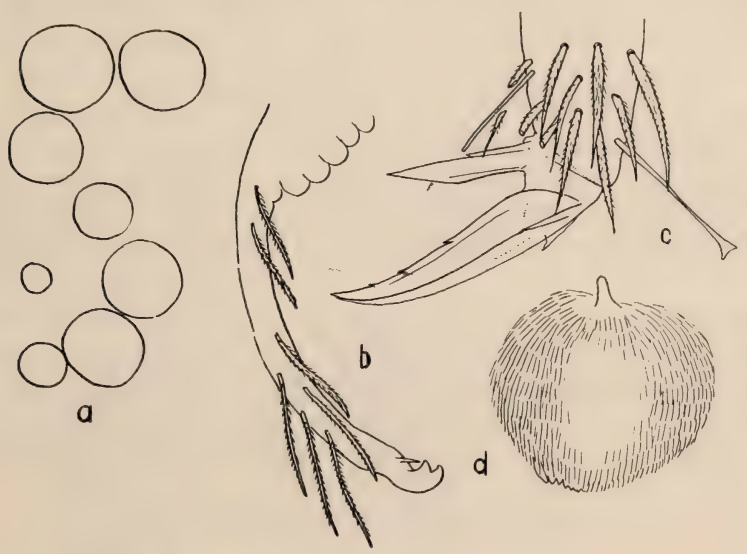


Fig. 6. — *Heteromurus major* Moniez.
a) Ommenfeld.
b) Mucro.
c) Klaue.
d) Schuppe.

und IV geringelt, etwa ½ mal so lang als der Körper. Acht Ommen jederseits auf schwarzem Ommenfleck. Ommen G und H kleiner als die übrigen. Abd. III : IV = 1 : 1,2—1,5. Tibiotarsen der beiden vordern Beinpaare gleich lang, die von Bein III etwa ⅓ länger. Klauen mit drei Innenzähnen, einem Paar lateraler Basalzähne und einem Aussenzahn. Empodialanhang mit oft schwer sichtbarem Aussenzahn, meist etwas unter der Mitte stehend. Keulenhaar vorhanden, ebenso eine Reihe von nackten Spitzborsten auf der Gegenseite des Beines. Mucro mit zwei Zähnen und Basal-

dorn weit vom geringelten Dentesteil entfernt. Schuppen gross, rund oder oval, fein gestreift und apical oft eingekerbt. Ihre Farbe ist in Alkohol rauchbraun, heller oder dunkler pigmentiert. Die Farbe der konservierten Tiere ist gelblich. Violettes Pigment punktförmig diffus über den ganzen Körper verteilt. Besonders stark ist es an der Unterseite des Kopfes, am Thorax, den Antennen und den Beinen, also in der vordern Körperhälfte. Allgemein sind die grössten Individuen am dunkelsten pigmentiert.

Stationen: 6751 (15), 7089, 6654, 7030, 6749 (4), 7321, 7013 (3), 6752.

14. *Heteromurus sexoculatus* Brown 1926.

Stationen: 6654 (1), 6674 (1).

Grösse der Tiere 1,5—2 mm. Weiss mit Ausnahme des Ommenfleckes und des Stirnocellus. Körper dicht mit hyalinen Schuppen bedeckt, ebenso die Beine, Furka und die drei ersten Antennen-

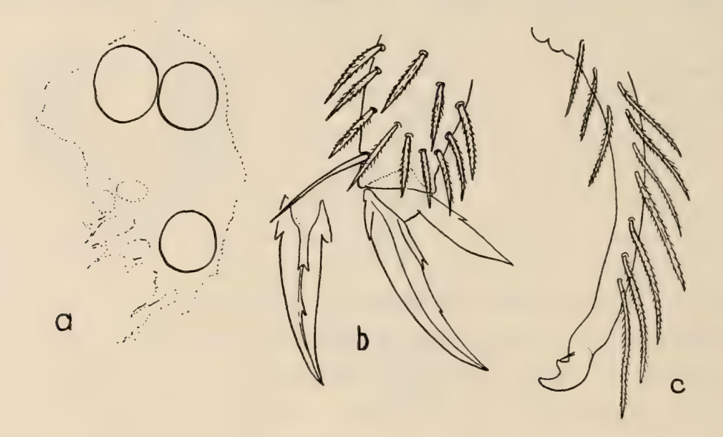


Fig. 7. — *Heteromurus sexoculatus* Br.
a) Ommenfeld.
b) Klaue von oben und der Seite.
c) Mucro.

glieder. Lange Fiederborsten in der für die Gattung charakteristischen Verteilung. Ommenfleck mit drei grossen Ommen jederseits. Klaue mit zwei basalen Innenzähnen, und einem schwächern Distalzahn. Die beiden Seitenzähne und der Aussenzahn sind vorhanden, doch kleiner als bei *major*. Empodialanhang lanzettlich, mit

Aussenzahn in der basalen Hälfte. Spürhaar am Tibiotarsus nicht gekeult. Unbefiederte Spitzborsten nicht beobachtet (? abgefallen). Mucro mit zwei starken Zähnen und sehr schwachem Dorn. Abd. III : IV = 1 : 1,2.

Die Form stimmt so in allen Teilen mit der von Brown aus Mesopotamien beschriebenen Art überein.

Gattung *Orchesella* Templ. 1835.

Ausserordentlich schwierig und verworren ist auch die Systematik der Orchesellen. Fast jedes Tier, das einem aus Handfängen zur Verarbeitung von verschiedenen Fundstellen vorgelegt wird, ist in seiner Tracht anders, und beim Betrachten der Formen glaubt man Arten zusammenführen oder trennen zu können, für welche vielleicht weder die eine noch die andere Operation zutreffen mag. An Hand eines Exemplares gar Arten aufzustellen ist irreführend, die Formen werden dadurch beim spätern Wiederauffinden kaum mehr erkennbar sein.

Die im Material Palmoni vorhandenen Tiere sind nun drei Typen zuzuordnen, die alle unter sich bestimmte ähnliche Züge aufweisen, aber doch deutlich voneinander verschieden sind, wie sie auch von den bekannten Arten etwas abweichen. Vor allem ist festzuhalten, dass sie der *bifasciata*-Gruppe anzugehören scheinen.

15. *Orchesella bifasciata* Nicolet 1841.

Fundorte: 7164 (1), 7163 (4).

Mit *bifasciata* Nic. stimmen die kleinen, in der Sammlung vorhandenen Tiere gut überein. Sie erreichen eine Grösse von 2 bis 2,5 mm. Ihre Farbe ist gelblich. Abd. II und III je mit starker durchgehender Querbinde, welche indessen den Hinterrand der Segmente frei lässt. Auf dem Vorderkörper befinden sich fünf deutlich ausgeprägte Längsbinden. Abd. V mit dunkelm Pigment am Hinterrand, während die ganze Rückenseite desselben sonst nur schwach diffus gefärbt ist. Gegen den Vorderrand des Segmentes wird die Farbe immer heller; sie ist grau, fleckig verteilt. Die Beine mit Ausnahme der Coxen bleiben hell. Ant. I und II sind schwarz geringelt.

Alle Tiere stimmen so unter sich und mit der Diagnose von *bifasciata* überein.

16. *Orchesella lineata* Brown 1926.

Fundort: 7398 (1).

Länge des Tieres 4 mm. Färbung hellolivbräunlich als Grundfarbe. Darin tritt eine markante schwarze Vorderrandbinde an Abd. III auf. Schwarz sind ferner fünf Längsbinden von Th. II bis Abd. II, an Abd. II sind die Seitenflecken in eine schmale Vorderrandbinde verbreitert. Abd. III mit schmalem dunkeln Saum (ausser der Binde) am Hinterrand. Abd. IV besitzt einen dunkeln Saum an Hinter- und Vorderrand, Seiten fleckig dunkelgrau eingedunkelt. Abd. V am Vorderrand am dunkelsten. Abd. VI mit zwei

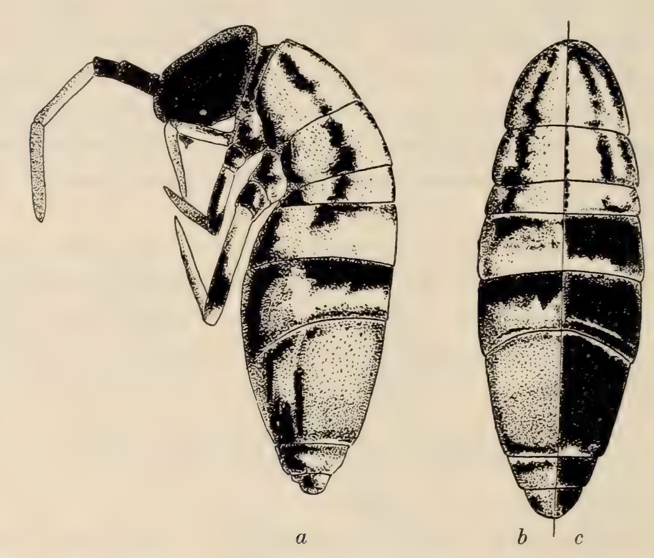


Fig. 8. — *Orchesella lineata* Br.

a) Tier von der Seite.
b) Dasselbe Tier von oben.
c) *Orchesella lineata* Br. var.

dunkeln Flecken. Ganz schwarz ist ferner der Kopf, Ant. I bis III, Th. I, Coxen und Subcoxen. Trochanteren jeweilen mit dunkelm, scharf umrissenen Fleck. Femora mit Aussenstreif und Distalring dunkel.

Auffallend ist also bei der Form eine Zeichnung, ähnlich wie bei *cincta* (Linné) was Kopf und Abd. IV anbetrifft, gepaart mit der Streifenzeichnung des Vorderkörpers von *quinquefasciata* Bourlet oder *bifasciata* Nicolet.

Brown beschreibt, offenbar an Hand mehrerer Exemplare aus Mesopotamien, die Art *lineata*, der das vorliegende Tier ebenfalls zugeordnet wird. Die Unterschiede seiner Form gegenüber liegen in der besonders dunkeln Pigmentierung des Kopfes und der bedeutenderen Grösse, was indessen darauf hinweisen dürfte, dass ihm junge Tiere zur Untersuchung vorgelegen haben dürften. Da bei Orchesellen aber mit dem Alter die Formen oft stark eindunkeln, glaube ich diesen Unterschieden keine weitere Bedeutung beilegen zu dürfen.

Aus gleichem Grunde wird ein weiteres Exemplar von extremer Färbung vorderhand *lineata* Brown beigesellt.

16. *a*) *Orchesella lineata* Brown var.

Fundort: 7164 (1).

Länge des Tieres 4 mm. Färbung weisslich. Von Abd. II an ist der ganze Körper nach hinten dunkelviolett mit Ausnahme kleiner, immer schmaler werdenden weisser Querstreifchen an den Segmenthinterrändern. Vorderkörper mit fünf Längsbinden, ähnlich der vorigen Form. Kopf ebenfalls dunkelblau, jederseits der Schläfen aber stark aufgehellt. Ant. I und II dunkel, III und IV hell. Ausser der Basis des Manubriums und der Coxen aussenseits sind die Beine ganz weiss.

Nach der Ausbildung und dem Auftreten der Zeichnungselemente lässt sich die Form leicht in *lineata* überführen. Hingegen muss auffallen, dass bei der Annahme eines solchen Übergangs zu *lineata* mit der zunehmenden Eindunkelung des Körpers ein Aufhellen der Kopfseiten und namentlich ein Verschwinden des Pigmentes in den Beinen Hand in Hand geht. Es wird jedoch trotz dieser Differenzen hier von einer Benennung der Form Umgang genommen, da nur ein einziges Exemplar vorliegt. Ohne genügendes Vergleichsmaterial ist es nicht möglich, die Tiere einer andern Form zuzuweisen oder gar eine eigene Art zu rechtfertigen.

Gattung *Cyphoderus* Nicolet 1841.

Die orientalischen und afrikanischen Arten der Gattung *Cyphoderus* sind sehr schwer zu trennen. Seit Börner 1913 versuchte, in einem Bestimmungsschlüssel die Gattungen und Arten der damals bekannten Formen für den Systematiker praktisch zu umreissen,

sind zahlreiche Arten beschrieben worden, deren Diagnosen vielfach revidiert werden sollten, da sie sehr verschiedenwertig sind. Nach den oft knappen Beschreibungen bleiben aus dem Text allein immer Unklarheiten bestehen, und Figuren sind nur dann eine Hilfe, wenn sie gut durchgearbeitet sind. So ist es möglich, an Hand der Bilder von Denis, Folsom und Stach Formen wieder zu erkennen, während bei Womersley die Cyphoderinen durchwegs nicht nur sehr schlecht abgebildet wurden, sondern auch ungenügend umschrieben sind. Dies fällt namentlich bei kritischen Formen stark ins Gewicht, wo es darauf ankommt, wirkliche Unterschiede zur Darstellung zu bringen. Wir verkennen dabei durchaus die Schwierigkeiten nicht, welche sich bei den Cyphoderen jedem Bearbeiter entgegenstellen: die relative Kleinheit und den sehr complizierten Bau der Klauen, sowie die starke Hinfälligkeit der Dentalbeschuppung, welche immer bei der Bestimmung eine grosse Rolle spielen. Meist liegen auch nur wenig Tiere in den Ausbeuten der verschiedenen Expeditionen vor, sodass nur relativ selten ein Bearbeiter Gelegenheit hatte, zahlreiche Individuen einer Art oder Arten einer Gattung zu vergleichen.

Auch hier muss aber als Grundlage einer klaren Systematik gefordert werden, dass Vergleiche, falls solche angestellt werden, mit den wirklich verwandten Formen und gut umschriebenen Arten durchgeführt werden. Leider haben gerade bei dieser Gattung immer Vergleiche mit möglichst weit räumlich getrennten Arten stattgefunden, wodurch eine Reihe Doppelbeschreibungen resultierten, welche heute eine Identifizierung nicht gerade erleichtern.

Cyphoderus lebt bei Ameisen und Termiten. Die Gattung wird als panmyrmecophil bezeichnet. Einzelne Arten der Gattung finden sich bei allen möglichen Wirten. Leider fehlen uns bis heute über das Gastverhältnis genaue Angaben. Vielleicht lässt sich einmal bei einer Abklärung dieser Frage etwas bestimmtes über die morphologische Differenzierung der einzelnen Arten aussagen. Der Gedanke muss auf der Hand liegen, dass eine eventuelle Bindung morphologisch differenter Formen an bestimmte Wirte vorliege. Doch fehlen bis heute wie gesagt nähere Bestätigungen dieser Hypothese. Auffallen muss aber für einzelne Typen die Konstanz ihrer Merkmale über weiteste Verbreitungsräume hinaus.

Wenn wir die Gesamtheit der bis jetzt beschriebenen *Cyphoderus*-Arten überblicken, so können wir als gemeinsame Züge feststellen,

dass alle Formen blind sind, einen beschuppten Körper besitzen und dass an Ant. III und II Sinnesorgane nachgewiesen worden sind. Diese Merkmale können bis jetzt noch nicht zur morphologischen Differenzierung herbeigezogen werden, da sie noch zu wenig systematisch untersucht wurden. Als typische Merkmale dürfen hingegen gelten:

1. die Gestalt und Bezahnung des Mucro;
2. seine relative Grösse, in Bezug auf die Dentes und die Dentalschuppen, und
3. die Beschaffenheit der Klauen.

Greift man diese drei Merkmale der Gattung als besonders charakteristisch heraus und vergleicht daraufhin alle bis jetzt bekannt gewordenen Arten, so gruppieren sich dieselben in eine Anzahl natürlicher Gruppen, in welchen die einzelnen Arten relativ leicht zu differenzieren, resp. zusammenzuführen sind.

1. An die Basis käme eine Form zu stehen, welche keine von den Dentes abgegliederten Mucronen aufweist. Die Doppelreihe der Dentalschuppen ist vorhanden, die letzte derselben erreicht zwei Drittel der Denteslänge. *colurus* Börner 1908
2. Die zweite Gruppe umfasst Tiere, bei welchen der Mucro von den Dentes abgegliedert ist. Er bleibt aber klein und ist terminal einfach, hackenartig gebogen. Die Dentes sind 7—17 mal solang als die Mucronen und die distale Dentalschuppe 3—7 mal solang als der Mucro:

   heymonsi Börner 1908, *natalensis* Börner 1908, *nichollsi* Womersley 1934, *africanus* Womersley 1929.

Ein Vergleich der Beschreibungen von *natalensis* C.B. und *nichollsi* Womersley zeigt keinerlei Differenzen der beiden Arten. Börner gibt zwar seiner Beschreibung keine Figuren bei. Doch sind die charakteristischen Merkmale darin unzweideutig geschildert. Womersleys Beschreibung ist ungenügend und seine Figuren

passen wie der Text seiner Diagnose auf die alte Börner'sche Form, die übrigens aus der gleichen Gegend stammt. Eine Vereinigung beider Arten scheint desshalb angezeigt.

3. Der Mucro ist einfach, stabartig gestreckt. Apical trägt er einen kleinen gebogenen Haken. Die Dentes sind höchstens viermal solang als die Mucronen, die distale Dentalschuppe höchstens 2½ mal solang als diese:

limboxiphius Börner 1913, *innominatus* Mills. 1938, *albinus* Nicolet 1841 (*börneri* Schille 1906).

Bei *innominatus* Mills. 1938, aus den Höhlen Nordamerikas, zeigt die eine Kante des Mucros einen lamellenartigen Anhang, der zahnartig vorsteht. Das Ende des Mucros ist aber hakenartig gebogen, wie es die beiden oben erwähnten Formen zeigen, und mit recht wird die Art vom Autor der afrikanischen *limboxiphius* nahe gestellt, mit welcher Art sie die sehr grosse Dentalschuppe gemeinsam hat.

4. Der Mucro trägt einen spitzen Apicalzahn und einen dorsalen Antapicalzahn vor demselben:

assimilis Börner 1906, (syn. *similis* Folsom 1927, *assimilis* Fols. 1927), *agnotus* Börner 1906, *agnotus-javanus* Börner 1906, *inaequalis* Folsom 1927, *simulans* Imms 1912, *folsomi* Handschin 1927, *amaranus* Brown 1926, *sudanensis* Wahlgren 1906.

Einzelne dieser Formen dürften Doppelbeschreibungen darstellen. *Assimilis* Börner, zu welcher Folsom schon seine *similis* und *assimilis* stellte, besitzt eine kleine Tunika an den Klauen. Sie ist damit von den andern Formen gut abgehoben. *Agnotus-javanus* Börner weist keinen Innenzahn an der Klaue auf, *folsomi* Handschin und *inaequalis* Folsom besitzen einen solchen. Bei *simulans* Imms und *amaranus* Brown zeigen sich sogar deren zwei. Bei den vier letzten Formen wird nun eine Differenzierung schwierig. *Folsomi* Handschin und *inaequalis* stammen beide aus Zentralamerika. Sie wurden gleichzeitig beschrieben. Ein Unterschied beider Formen

ist aus den Beschreibungen nicht ersichtlich, *inaequalis* Folsom ist synonym zu *folsomi* Handschin. Brown glaubt in der Klauenverschiedenheit der Beine 1—3 einen Unterschied zwischen seiner Form und derjenigen von Imms aus Indien (*simulans*) feststellen zu können. Wir können aber darin sowenig eine genügende Differenzierung erkennen als in der geringern relativen Länge der letzten Dentalschuppe zum Mucro. *Amaranus* dürfte synonym von *simulans* Imms sein.

Eine Sonderstellung nimmt in dieser Gruppe die von Wahlgren 1906 aufgestellte Art *sudanensis* ein, bei welcher wir ausser dem Antapicalzahn noch einen Dorsaldorn vorfinden.

5. Der Mucro trägt ausser dem Apicalzahn im letzten Drittel zwei Dorsalzähne.

Die Stellung der Dorsalzähne ist sehr variabel. Oft zeigen sich dieselben auch gepaart mit der Anwesenheit eines Dorsaldornes. Zähne und Dorn zeigen oft individuelle Mehrfachbildungen innerhalb einer sonst sehr einheitlich zusammengesetzten Population. Vielleicht handelt es sich um eine relativ junge Erwerbung, deren Fixierung noch nicht überall definitiv erfolgt ist. Nur mit zwei Dorsalzähnen kennen wir:

bidenticulatus Parona 1888 (Denis, Stach, Wormersley),
insularum Carpenter 1916, *genneserae* Carpenter 1913,
pinnata Folsom 1923, *orientalis* Folsom 1924.

Mit zwei Dorsalzähnen und einem Dorsaldorn in ½ Mucronendistanz:

jugoslavicus Denis (an *bidenticulatus* Denis) Stach 1933,
genneserae Carpenter 1913-Handschin 1942
arcuatus Wahlgr. var. *aethiopicus* Handschin 1929.

Als isolierte Formen mit starker „Tunica" und aufgespaltenen Klauen kommen noch hinzu:

termitum Wahlgren 1908, *silvestrii* Denis 1924.

Während allgemein der hintere Dorsalzahn in zwei Drittel der basal-apical-Distanz des Mucro steht, ist er bei *pinnatus* Fols. und *genneserae* Carp. in zwei Drittel dieser Distanz verlagert, steht also auffallend weiter gegen die Basis hin.

Als besonders wichtig scheint hier das Auftreten von Dorsaldornen neben den Dorsalzähnen sich zu gestalten. STACH fand unter Tieren, die er in Populationen von *bidenticulatus* Par. in Albanien auffand, Einzelexemplare mit solchen ausgerüstet. DENIS stellte gestützt auf konstantes Auftreten dieser Dornen bei Tieren aus Jugoslawien, allerdings mit Vorbehalt, die neue Art *jugoslavicus* auf. HANDSCHIN hat 1929, verleitet durch eine leichte Krümmung des Mucro, eine analoge Form als var. *aethiopica* zu *arcuatus* gestellt. Nun finden sich im vorliegenden Materiale aus Palästina in grosser Menge Tiere vor, welche in allen Teilen mit *genneserae* Carp. übereinstimmen, hingegen ebenfalls einen Dorsaldorn tragen, welcher bei CARPENTERS Art fehlt. Wenn auch der basale innere Klauenzahn hier nicht in so prägnanter Weise ausgebildet ist wie bei *aethiopicus*, so halte ich doch beide Formen nach erneuter Untersuchung für identisch. Bei einem Individuum sind sogar die Dorsaldornen in ähnlichem Masse vermehrt wie bei *pinnatus* Fols. Aus diesem Grunde scheint es mir, dass wir es mit jungen, sehr fluktuierenden Merkmalen zu tun haben, welche wohl zur Charakterisierung einer Form, nicht aber zur Fixierung einer Art genügen dürfen. *Jugoslavicus* Denis wäre als var. von *bidenticulatus* zu betrachten, wie auch im vorliegenden Falle *aethiopica* als var. zu *genneserae* zu stellen ist. Beide Arten stehen übrigens nahe beisammen.

Schwierig zu beurteilen bleibt das Verhältnis von *orientalis* Fols. und *insularum* Carp. zu *bidenticulatus* Par. *Bidenticulatus* Par. kennen wir von Europa (aus Polen, Jugoslavien, Albanien, Ligurien, Süd-Frankreich, Bulgarien, Sizilien), Natal und Süd-Australien. *Orientalis* beschreibt FOLSOM von Sumatra, HANDSCHIN meldet sie von den Philippinen und *insularum* Carp. stammt von den Seychellen. Als Hauptunterschiede in den Diagnosen werden festgehalten:

Art	Länge	Dens.: Mucro.	Basalzähne	Innenzahn
bidenticulatus . .	1,3	1 : 2	2, ungleich gross	1
orientalis	1	1 : 1¾	1 Paar, lang	ohne Zahn
insularum . . .	1	1 : 1½	schlanker B.Z.	kaum sichtbar

Ein Vergleich der Diagnosen und Zeichnungen zeigt nun zwischen diesen Arten keine nennenswerten Differenzen, d. h. es existieren nur solche in den Verschiebungen der Proportionen, wie sie mit der normalen Grössenzunahme der Tiere einer Art sich zeigen, sodass ich durchaus nicht anstehe, *orientalis* und *insularum* mit *bidenticulatus* zu vereinigen, besonders da Tiere aus Natal und Australien bereits zu *bidenticulatus* gezählt worden sind. *Cyphoderus termitum* Wahlgr. und *silvestrii* Denis, welche dieser Gruppe zuzurechnen sind, heben sich durch die eigentümliche Beschaffenheit der Klauen genügend ab. Sie gleichen darin keiner der übrigen bekannten Formen.

6. Der Mucro trägt drei Dorsalzähne.

Bei *Cyphoderus arcuatus* Wahlgr. 1906, *buxtoni* Brown 1920 und *cuthbertsoni* Womersl. 1929 stehen Zahn 1 und 2 ungefähr auf gleicher Höhe wie bei *genneserae* Carp.; der dritte Zahn befindet sich in der Mitte zwischen Basis und Zahn 2. Auffallend ist hier wiederum die starke Ausbildung der Dentalschuppe, welche den Mucro überragt. Wahlgren hat seine Art aus dem Sudan als *arcuatus* bezeichnet, weil die Aussenkante des Mucro gebogen erschien. Wenn auch die Biegung des Mucro eventuell auf eine spezielle Lagerung des Präparates zurückzuführen sein mag, so muss die starke Ausbildung von Abd. IV hier als deutliches Merkmal den südafrikanischen Formen gegenüber gelten (Abd. III : IV = 1 : 6). *Buxtoni* Br. und *cuthbertsoni* Wom. hingegen sind nicht voneinander zu trennen. *Buxtoni* Brown hat die Priorität.

7. Die Mucronen tragen dorsal eine Reihe von Zähnen, sie sind serrat.

Die letzte Gruppe der Ausbildung wird durch *serrata* Schtt. 1917 gebildet ,die bis jetzt aus Nordaustralien und Französisch-Guyana gemeldet wird.

Zusammengefasst nach den obigen Ausführungen ergibt sich für die Gattung *Cyphoderus* folgende Bestimmungstabelle, die an Hand der Kontrolle zahlreicher Formen und aus der Überarbeitung der Literatur aufgestellt wurde:

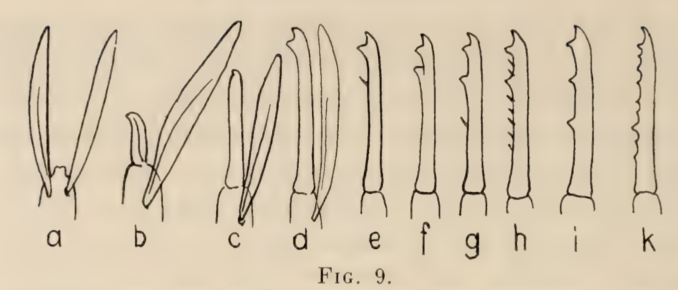


FIG. 9.

Schemabilder der Mucronen verschiedener *Cyphoderus*-Arten.

a) colurus, b) heymonsi, c) albinus, d) agnotus, e) sudanensis, f) bidenticulatus, g) genneserae-aethiopica, h) desgleichen, Typus wie *pinnata, i) arcuata, k) serrata.*

1. Mucro klein, nicht von den Dentes abgegliedert (Fig. 9 *a*).
colurus C.B. 1908

1* Mucro von den Dentes abgegliedert (Fig. 9 *b*—*k*).

2. Mucro klein, $^1/_8$—$^1/_{17}$ der Denteslänge (Fig. 9 *b*).

3. Mucro hakenartig.

4. Äussere Dorsalschuppe der Dentes 4—7 mal solang als der Mucro, Mucro $^1/_{15}$—$^1/_{17}$ der Denteslänge.
natalensis C.B. 1908

4* Äussere Dorsalschuppen der Dentes 3—5 mal solang als die Mucronen, Mucronen $^1/_8$—$^1/_9$ der Denteslänge. *heymonsi* C.B. 1908
Syn. *nichollsi* Womsl.

3* Mucro mit Anteapicalzahn, $^1/_5$ der Denteslänge erreichend. Dentalschuppen 4 mal solang als der Mucro.
africanus Womsl. 1929

2* Mucro gestreckt, stabartig.

5. Mucro mit apicalem Hacken (Fig. 9 *c*).

6. Aussenschuppe der Dentes 2½ mal solang als der Mucro.

6*a* Mucro nur mit Endhaken.
limboxiphius C.B. 1913

6*b* Mucro mit Endhaken und dorsaler Zahnlamelle. *innominatus* Mills 1938

6* Aussenschuppe der Dentes 1½—$1^3/_4$ der Mucronenlänge. *albinus* Nic. 1841
Syn. *börneri* Schille

5* Mucro mit dorsalen Zähnen und Dornen.

7. Mucro mit zwei Zähnen (Fig. 9 *d*).

8. Nur Apical- und Antapicalzahn vorhanden.

9. Klaue einfach, ohne apicale Tunica.

10. Klaue ohne Innenzahn.
agnotus C.B.—*javanus* C.B. 1906

10* Klaue mit einem Innenzahn.
folsomi Handschin 1927
Syn. *inaequalis* Fols.

10** Klaue mit zwei Innenzähnen.
simulans Imms 1912
Syn. *amaranus* Brown

9* Klaue mit apicaler Tunica.
assimilis C.B. 1900

8* Neben Apical- und Antapicalzahn findet sich ein dorsaler Dorn vor (Fig. 9 *e*).
sudanensis Wahlgr. 1906

7* Mucro mit mehr als zwei Zähnen (Fig. 9 *f*).

11. Mucro mit Apicalzahn und zwei Dorsalzähnen.

12. Klaue von normalem Bau.

13. Mucro ohne Dorn.

14. Der hintere Dorsalzahn des Mucro in $3^1/_4$ basal-apical Distanz.
bidenticulata Parona 1868
Syn. *orientalis* Fols., *insularum* Carp.

14* der hintere Dorsalzahn in $^2/_3$ basal-apical Distanz.
genneserae Carp. 1913

14** neben den beiden Dorsalzähnen kommt es oft zur Bildung von kleinern Nebenzähnen, sodass der Mucro serrat wird (Fig. 9 *h*).
pinnata Folsom 1923

13* Mucro mit Dornen (Fig. 9 *g*).

15. Ausbildung des Mucros wie bei 14. aber mit Dorn.
bidenticulatus-jugoslavicus Denis 1933

15* Ausbildung wie bei 14*, aber mit Dorn.
genneserae Carp.-*aethiopica* Handschin
Syn. *arcuatus-aethiopica* Handschin 1929

12* Klaue apical tief gespalten, mit sehr stark ausgebildeten Zähnen.

16. Mucro mit drei Zähnen.
termitum Wahlgr. 1906

16* Mucro mit drei Zähnen und Basaldorn. *silvestrii* Denis 1924 (var.?)

11* Mucro mit Apicalzahn und drei Dorsalzähnen (Fig. 9 *i*).

17. Mucro gebogen. Abd. III : IV = 1 : 6.
arcuata Wahlgren 1906

17* Mucro mehr oder weniger gestreckt. Abd. III : IV = 1 : 2½.
buxtoni Grown 1920
Syn. *cuthbertsoni* Womersl.

11** Mucro serrat, mit zahlreichen Dorsalzähnen (Fig. 9 *k*). *serrata* Schtt. 1917

Nicht plaziert wurden vorderhand in der Tabelle die Formen *pseudalbinus* Schött., *adelaidae* Womersley und *affinis* Giard. Die drei Arten sind zu ungenügend beschrieben, als dass aus den Diagnosen ersichtlich wäre, wohin man sie sicher plazieren könnte. *Cyphoderus dimorphus* Silvestri weist starken Sexualdimorphismus auf. Ein solcher ist bis jetzt sonst bei allen Cyphoderen nicht nachgewiesen. Auch treten bei der Form eigentümliche, an Trichome erinnernde Abdominalorgane auf, welche eine Sonderplazierung rechtfertigen dürften.

17. *Cyphoderus agnotus* C.B. 1906.

Grösse der Tiere ca. 1 mm. Rein weiss, Klaue mit verdickter basaler Innenkannte, die zahnartig absteht und etwa ½ der Innenkannte erreicht. Distaler Innenzahn kaum sichtbar, wenn vorhanden in $3^1/_4$ der Klauenlänge. Aussenseite der Klaue in einen stark flügelartigen Zahn ausgezogen. Empodialanhang etwa solang als der Flügelzahn der Klaue, seinerseits mit einem starken Flügelzahn. Distale Dentalschuppe fast solang als der Mucro, dieser mit Apical- und Antapicalzahn.

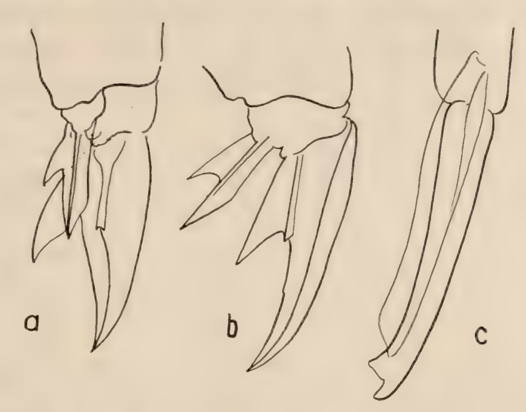


Fig. 10. — *Cyphoderus agnotus* C.B.
a) *b*) Klaue. *c*) Mucro.

Probe: 7400 (8 Exemplare).

Durch das Fehlen des distalen Innenzahns an der Klaue und nach der Beschaffenheit des Mucro dürfte die Form zweifellos zu *agnotus* C.B. zu zählen sein.

18. *Cyphoderus genneserae* Carpenter,
var. *aethiopica* Handschin 1929.

Länge ca. 1 mm. Farbe rein weiss. Antenne ca. 1½ mal solang als der Kopf. Abd. III : IV = 1 : 5. Furca Manubrium : Dens : Mucro = 17 : 11 : 6. Das Verhältnis Mucro : Dens ist schwankend, je nach der Grösse der Individuen von 1,8—2,3 und beträgt im Durchschnitt 1 : 2. Klaue mit zwei basalen, ungleich grossen Flügelzähnen. Der eine, laterale, äussere ist gross; der andere, mehr dornartige, geht von der Innenkante aus. An dieser befindet sich ein basaler Innenzahn, der als verdickte Innenleiste erscheint. Empodialanhang mit sehr grossem Flügelzahn. Mucro mit Apical- und zwei Dorsalzähnen, wovon der basale in $^3/_4$ basal-apical Distanz steht; der Anteapicalzahn steht in der Mitte zwischen diesem und

dem Apicalzahn. In der Mitte des Mucro steht ein scharfer, nach vorn gerichteter Dorn. Bei einem Exemplare stehen ferner zwischen den beiden Dorsalzähnen zwei Dornen und fünf solche von der Basis zum Basalzahne. Die grosse Dentalschuppe erreicht das Ende der Mucronen nicht. Innen wurden sieben, aussen sechs Schuppen gezählt.

Stationen: 6652 (6), 6674 (8).

Bis auf die Anwesenheit des Basaldorns der Mucronen stimmt die Art völlig mit der Form *genneserae* Carp. überein. Sie ist völlig identisch mit der seinerzeit aus Abessinien beschriebenen *aethiopica*, welche bei *arcuatus* Wahlgr. untergebracht worden ist. Hingegen zeigt sich die schwache Krümmung der Mucronen, mit welcher seinerzeit die Vereinigung gerechtfertigt wurde, auch hier bei einzelnen Tieren, namentlich in schiefer Lage der Tiere in den Präparaten. Bei einem Tiere, das sich nun in Häutung befindet, zeigt der Mucro der alten Haut nur die beiden Dorsalzähne ohne Spur des Dorsaldornes, während der neue in der alten Haut sichtbare Mucro bereits einen Dorsaldorn aufweist. Es kann deshalb kein Zweifel herrschen, dass die beiden Formen zusammengehören. Sie stehen sich in gleichem Sinne nahe wie *jugoslavicus* Denis

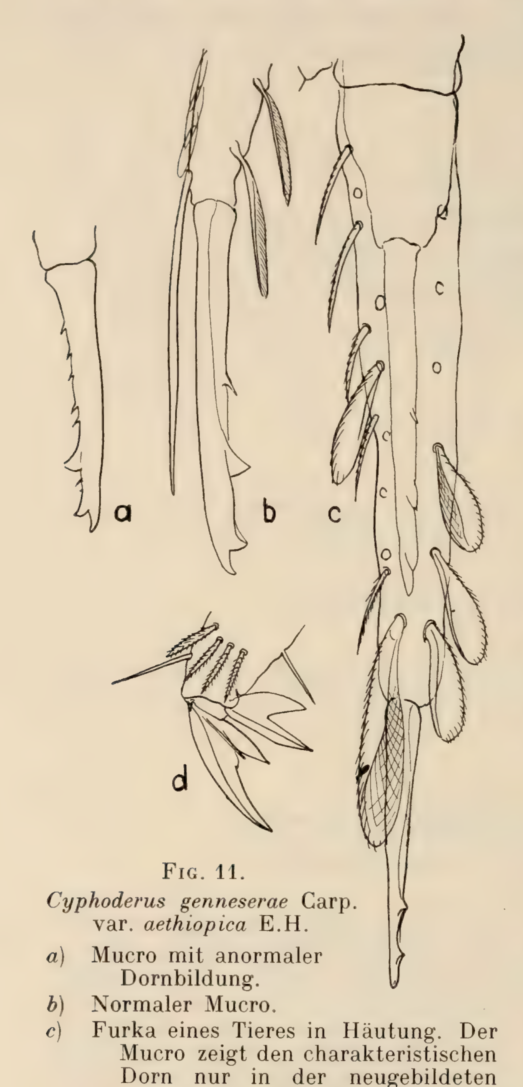


Fig. 11.
Cyphoderus genneserae Carp. var. *aethiopica* E.H.

a) Mucro mit anormaler Dornbildung.
b) Normaler Mucro.
c) Furka eines Tieres in Häutung. Der Mucro zeigt den charakteristischen Dorn nur in der neugebildeten Form, nicht aber in der Exuvie.
d) Klaue.

und *bidenticulatus* Parona. Andrerseits scheint durch das Auffinden einer dornlosen Jugendform sich zu erweisen, dass dieses Merkmal, das vielleicht bei ältern Exemplaren auftritt, mehr Beachtung, auch in biometrischer Hinsicht verdient, als ihm bis jetzt entgegen gebracht wurde. Es scheinen sich hier ähnliche Verhältnisse zu wiederholen, wie sie seinerzeit für das Auftreten der Dorsaldornen in den Mucronen von *Tomocerus* geschildert worden sind.

19. *Sminthurus viridis* (L.) Lubb. (1758) 1873.

Station: 6990 (4), 6989.

20. *Dicyrtoma fusca* (Luc. Lubb.)
var. *dorsosignata* Stach 1924.

Stationen: 6843 (3), 6991.

Die auffallende, schöne Varietät wurde von Stach aus Malta beschrieben. Sie fällt namentlich durch die Bindenzeichnung über den Seiten und dem dorsalen, hintern Teil des Rückens auf. Die Färbung selbst ist mehr oder weniger stark ausgedehnt und unter den Tieren der Probe 6991 finden sich solche, bei welchen die Färbung sehr verblasst, sodass sie der

20. *a*) var. *pallida* Stach 1924

zuzurechnen sind.

21. *Dicyrtomina minuta* (Fab.) var. *ornata* Nic. 1841.

Stationen: 6922 (5), 7012, 7032, 6753.

* * *

Als besondere Resultate der systematischen Überarbeitung und Revision des Materiales Palmoni seien folgende Punkte zusammenfassend hervorgehoben:

Achorutes tigridis Brown = *Hypogastrura vernalis* (Carl)
Achorutes buxtoni Brown = *Hypogastrura armata* (Nic.)
Entomobrya lanuginosa Br. = *Entomobrya obscurella* Br. f. *pallida* f.n.
Lepidocyrtus octoculatus Caroli ist nicht synonym zu *Pseudosinella octopunctata* C.B. Sie stellt eine eigene Art dar.
Heteromurus melittensis Stach = *Heteromurus major* Moniez.
? *Heteromurus caerulescens* C.B. = *Heteromurus major* Moniez.

Eine Revision der Gattungen *Mesira-Pseudosira-Lepidocyrtinus* ergibt

1. *Pseudosira* Schött ist unzweideutig umschrieben. *Mesira* Schtsch. ist dazu synonym. Der Name *Mesira* ist deshalb nicht mehr zu verwenden und namentlich nicht für ganz anders beschaffene Formen, wie dies für *Mesira* C.B. der Fall war. *Mesira* C.B. ist synonym zu *Lepidosira* Schött. *Lepidocyrtoides* Schtt. hat als unklar umschriebener Sammelbegriff zu verschwinden. Ebenso *Drepanocyrtus* Handschin.

Sira dollfusi Carl = *Pseudosira squamoornata* Schtsch.
Sira dollfusi-pallens Denis = *Ps. squamoornata-incoloratus* Wahlgr.
Lepidocyrtoides tuneatus Stach = *Ps. squamoornatus-incoloratus* Wahlgr.
Lepidocyrtinus incertus Handschin = *Ps. squamoornatus-incerta* Handschin.
Sira obscuriventris Denis = *Pseudosira squamoornata-obscuriventris* Den.
Pseudosira evansi Brown = *Pseudosira squamoornata* Schtsch.
Seira pallida Brown = *Pseudosira squamoornata-incolorata* Wahlgr.
Cyphoderus amaranus Brown = *Cyphoderus simulans* Imms.
Cyphoderus inaequalis Folsom = *Cyphoderus folsomi* Handschin.
Cyphoderus orientalis Folsom = *Cyphoderus bidenticulatus* Parona.
Cyphoderus insularum Carpenter = *Cyphoderus bidenticulatus* Parona.
Cyphoderus cuthbertsoni Womersley = *Cyphoderus buxtoni* Brown.
Cyphoderus jugoslavicus Denis = *C. bidenticulata-jugoslavica* Denis.
Cyphoderus arcuatus-aethiopica E.H. = *C. genneserae-aethiopica* E.H.
Cyphoderus nichollsi Womersley = *Cyphoderus heymonsi* Börner.

Zu dieser Liste kommt eine kleine Serie von neuen Formen, welche indessen zu bereits bekannten Arten, die neu umschrieben werden konnten, gehören. *Isotoma viridis* var. *decorata* Brown weist eine ähnliche Variationsbreite wie die Stammform in Europa auf. Es werden als neu die Formen *obscura* und *pallida* ausgeschieden wie zu *Entomobrya obscurella* Brown eine f. *pallida*, *intermedia* und *extrema* gehören. Ohne Namensbenennung wird eine Form zu *Orchesella lineata* Brown gestellt und eine *Entomobrya* von auffallender Tracht beschrieben.

* * *

Vom faunistischen und zoogeographischen Standpunkte aus ist das vorliegende Material als Fragment zu bezeichnen. Bei gründlicher Überarbeitung und unter Anwendung günstiger Sammelmethoden dürften sicher etwa die fünffache Zahl von Formen aus Palästina zu erwarten sein. Immerhin zeigt das vorliegende Material mit aller Deutlichkeit, dass es sich ganz in den mediterranen

Faunenkreis einordnet. Wenn auch von den direkt umliegenden Faunengebieten Syrien, Kleinasien, Griechenland, aus Aegypten und der Cyrenaica nur spärliche Notizen über Collembolen vorliegen, so gestattet doch das nun aus Mesopotamien und Palästina vorliegende Material einen Vergleich mit den aus der Umgebung beschriebenen Arten.

	Mesopotamien	Palästina	Griechenland u. Malta	Nordafrika
Hypogastrura vernalis	*	*		
Hypogastrura armatus	*	*		*
Xenylla maritima		*		*
Onychiurus armatus	*	*		*
Onychiurus fimetarius	*	*		*
Brachystomella parvula		*		
Friesea bodenheimeri		*		
Anurida tullbergi		*		*
Achorutes muscorum		*		
Proisotoma schötti		*		*
Isotoma viridis	*			*
var. *riparia*	*			
var. *decorata*	*	*		
f. *pallida*	*	*		
f. *obscura*		*		
Isotomurus palustris	*			*
var. *balteata*		*	*	
Entomobrya obscurella	*	*		
f. *pallida*	*	*		
f. *intermedia*		*		
f. *extrema*		*		
? *Entomobrya disjuncta*		*		
Entomobrya sp.		*		
Sinella humicola	*			
Lepidocyrtus octoculatus		*		*
Lepidocyrtus simularis	*			
Pseudosira squamoornata	*	*		*
f. *pallida*	*	*		*
f. *incerta*		*	*	*
f. *obscuriventris*		*	*	*
Heteromurus sexoculatus	*	*		
Heteromurus major	*	*	*	*
Orchesella lineata	*	*		
f. nov.		*		
Orchesella bifasciata		*		
Cyphoderus agnotus	*	*		
Cyphoderus genneserae		*		
var. *aethiopica*		*		*
Sminthurus viridis	*	*	*	*
Dicyrtoma fusca				*
f. *dorsosignata*		*	*	
f. *pallida*		*	*	
Dicyrtomina minuta-ornata		*	*	*

Besonders auffallend im Materiale sind die in grossen Mengen auftretenden *Isotoma viridis* var. *decorata* mit ihren verschiedenen Formen, *Entomobrya obscurella* und *Pseudosira squamoornata*. Während die beiden ersten Arten bis jetzt blos aus dem Gebiete bekannt geworden sind — ebenso *Friesea bodenheimeri*, *Sinella humicola*, *Heteromurus sexoculatus* und *Orchesella lineata* — besitzen alle andern Formen eine weite Verbreitung, welche meist auf das palaearktische Faunengebiet hinweist. Von all diesen „endemischen" Arten ist indessen zu sagen, dass sie den europäischen Verwandten sehr nahe stehen. Offenbar handelt es sich in allen Fällen um geographische Vicarianten, welche unsere Arten an ökologisch ähnlich beschaffenen Lokalitäten vertreten. Von den in zweiter Linie erwähnten Formen wissen wir über die Verbreitung noch nichts. Sie dürften aber eine recht weite Verbreitung besitzen, finden sich doch im Materiale acht Formen die bis jetzt auch aus Griechenland und von Malta beschrieben worden sind. *Lepidocyrtus octoculatus* kennen wir bis jetzt von Libyen, wie auch mit ihr 18 weitere Formen in Nordafrika weite Verbreitung besitzen. Die beiden Cyphoderen, von denen *genneserae* wohl vicarierend für *bidenticulata* auftritt, weisen in *aethiopica* nach Afrika, *agnotus* hingegen nach Asien hin. Doch sind auch hier aus den spärlichen Funden dieser myrmecophilen Formen keine weitern Schlüsse zu ziehen, da die Fundorte viel zu weit auseinanderliegen und wir über die postembryonale Entwicklung der Arten noch nichts aussagen können.

LITERATUR

Um eine zu starke Belastung des Literaturverzeichnis zu vermeiden, sei auf die Zusammenstellung in Handschin, *Die Tierwelt Deutschlands, Urinsekten oder Apterygoten*, Fischer, Jena 1929, verwiesen. Hier werden nur solche Arbeiten aufgeführt, welche später erschienen sind oder direkten Bezug auf den Text der Arbeit besitzen.

1931. Boizowa, M. *Die Tierbevölkerung der untern Schichten des Pinetum cladinosum.* Wiss. Mitt. Univ. Perm., Abt. 4, Natwiss., p. 97.

1934. Bonet, F. *Colémbolos de la Republica Argentina.* Eos., vol. 9, p. 123.

1903. BÖRNER, C. *Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen.* SBer. Natf. Freunde, Berlin, p. 129.

1906. —— *Das System der Collembolen, nebst Beschreibungen neuer Collembolen des Hamburger Nat.-Hist. Museums.* Mitt. Nat.-Hist. Mus. Hamburg, Jhg. 23, p. 145.

1908. —— *Collembolen aus Südafrika, nebst einer Studie über die erste Maxille der Collembolen.* In SCHULTZE, Forschungserg., Bd. 1, p. 51.

1913 *a.* —— *Zur Collembolenfauna Javas.* Tijdschr. Ent., vol. 56, p. 44.

1913 *b.* —— *Neue Cyphoderinen.* Zool. Anz., Bd. 41, p. 274.

1927. —— *Achorutiden aus Palästina.* Agric. Rec. Palestine, p. 187.

1920. BROWN, J. M. *A new termitophilous Collembolan from West Africa.* Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 6, p. 480.

1926 *a.* —— *On some Collembola from Mesopotamia.* Jl. Linn. Soc. London, vol. 36, p. 201.

1926 *b.* —— *Some African Apterygota.* Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 18, p. 34.

1899. CARL, J. *Notice descriptive des Collemboles de la Collection de M. A. Dollfus.* Feuilles jeunes Nat., Année 29, p. 1.

1901. —— *Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Collembolenfauna der Schweiz.* Rev. Suisse Zool., vol. 9, p. 234.

1914. CAROLI, E. *Primi Collemboli raccolti nella Libia Italiana.* Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, vol. 4, p. 1.

1913. CARPENTER, G. H. *A new Springtail from Galilee.* Jour. Proc. Asiat. Soc. Bengal, vol. 9, p. 215.

1916. —— *The Apterygota of the Seychelles.* Proc. R. Irish Acad., vol. 33, p. 1.

1917. —— *Collembola.* (Abor-Exp.) Rec. Indian Mus., vol. 8, p. 561.

1921. DENIS, J. R. *Sur les Apterygotes de France.* Bull. Soc. Zool. France, vol. 46, p. 122.

1922. —— *Sur les Apterygotes de l'Afrique du Nord.* Bull. Soc. Ent. France, p. 284.

1924 *a.* —— *Sur la faune française des Apterygotes* (4me note). Arch. Zool. Experiment., vol. 62, p. 235.

1924 *b.* —— *Sur les Collemboles du Museum de Paris.* Ann. Soc. ent. France, vol. 93, p. 211.

1924 *c.* —— *Sur la faune française des Apterygotes* (5me note). Bull. Soc. zool. France, vol. 49, p. 554.

1925 *a.* —— *Sur les Collemboles du Museum de Paris.* Ann. Soc. Ent. France, vol. 94, p. 261.

1925 *b*. Denis, J. R. *Sur les Collemboles de l'Afrique du Nord* (2[me] note.) Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, vol. 16, p. 254.

1927. —— *Sur la faune italienne des Apterygotes.* Ann. Sc. nat. Zool., vol. 10, p. 169.

1931. —— *Contributo alle conoscenza del „Microgeton" di Costa Rica.* Boll. Lab. zool. gen. agr. Portici, vol. 25, p. 69.

1933. —— *Collemboles de Costa Rica avec une contribution aux species de l'ordre.* Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici, vol. 27, p. 222.

1936. —— *Collemboles récoltés en Yugoslavie et en Macédonie grecque par M. Paul Remy, en* 1930. Ann. Soc. Ent. France, vol. 105, p. 263.

1937. —— *Sur les Collemboles d'Afrique du Nord* (4[me] note). Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, vol. 28, p. 85.

1923. Folsom, J. W. *Termitophilous Apterygota.* Zoologica, vol. 3, p. 383.

1924 *a*. —— *Apterygota of the Williams Galapagos Expedition.* Zoologica, vol. 5, p. 67.

1924 *b*. —— *East Indian Collembola.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., vol. 65, p. 505.

1927. —— *Insects of the Subclass Apterygota from Central America and the West Indies.* Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 72,

1932. —— *Hawaiian Collembola.* Proc. Hawaiian Ent. Soc., vol. 8, p. 51.

1925 *a*. Handschin, E. *Contribution à l'étude de la Faune du Maroc. Les Collemboles.* Bull. Soc. Sc. nat. Maroc, vol. 5, p. 160.

1925 *b*. —— *Beiträge zur Collembolenfauna der Sundainseln.* Treubia, vol. 6, p. 225.

1926 *a*. —— *Subterrane Collembolengesellschaften.* Arch. Nat. Gesch., Jbg. 91, p. 119.

1926 *b*. —— *Ost-Indische Collembolen*, III. Treubia, vol. 8, p. 446.

1926 *c*. —— *Collembolen aus Algerien.* Ztschr. wiss. Entomol., Bd. 3, p. 117.

1926 *d*. —— *Collembola from the Philippines and New Caledonia.* Philipp. Jl. Sc., vol. 30, p. 235.

1927. —— *Collembolen aus Costa Rica.* Ent. Mitt. Berlin, Bd. 16, p. 110.

1928. —— *Ueber die von H. Gauthier in den Sümpfen Algeriens gesammelten Collembolen.* Arch. Natgesch., Jg. 32, p. 1.

1929 *a*. —— *Collembola from Abyssinia.* Trans. Ent. Soc. London, p. 15.

1929 *b*. HANDSCHIN, E. *Beiträge zur Collembolenfauna von Süd-Indien.* Rev. Suisse Zool., vol. 36, p. 229.

1930. —— *Philippine Collembola*, II. Philippine Jl. Sc., vol. 42, p. 441.

1912. IMMS, A. D. *On some Collembola from India, Burma and Ceylon, with a catalogue of the oriental species of the order.* Proc. Zool. Soc. London, p. 80.

1938. MILLS, H. B. *Collembola from Yucatan Caves.* In *Fauna of the Caves of Yucatan.* Carnegie Inst., p. 191.

1889. MONIEZ, R. *Notes sur les Thysanoures.* Rev. biol. Nord. France, vol. 2, p. 23, 365, 429; vol. 3, 1890, p. 64, 68.

1912. SCHILLE, F. *Materialien zu einer Thysanopteren- und Collembolenfauna Galiziens.* Frankfurt.

1893. SCHÖTT, H. *Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna von Kamerun. Collembola.* Bih. k. Svensk. Vet. Akad. Handlingar, vol. 19.

1917. —— *Results of Dr. E. Mjöbergs Swedish Scient. Exped. to Australia. 15. Collembola.* Ark. Zool., vol. 11.

1925. —— *Collembola from Mt. Murud and Mt. Dulit in Northern Sarawak.* Sarawak Mus. Jl., vol. 3.

1927. —— *Kamerunische Collembolen.* Linköping.

1934. SCHUBERT, K. *Die von Prof. Dr. Fr. Dahl gesammelten Apterygoten des Berliner Zool. Museums.* Sitzber. Ges. Natf. Freunde Berlin, p. 104, 198; 1935, p. 364.

1911. SILVESTRI, F. *Termitofili raccolti dal Prof. K. Escherich a Ceylon* Zool. Jb. Syst., vol. 30, p. 401.

1918. —— *Contributione alle conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale.* Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici, vol. 12, p. 287.

1922. STACH, J. *Collembola.* Mag. Tud. Akad. Balkan. kut. tudo. ered. Köt., vol. 1, p. 109.

1924. —— *Eine alte Reliktenform in der heutigen Apterygoten-Fauna von Malta.* Ann. Mus. Nat. Hungarici, vol. 21, p. 105.

1935. —— *Une nouvelle Drepanura d'Egypte.* Bull. Soc. R. Ent· Egypte, p. 116.

1937. STREBEL, O. *Apterygoten aus Griechenland.* Konovia, Bd. 16, p. 258.

1898. SCHTSCHERBAKOW, A. *Materialien zur Apterygotenfauna der Umgebung von Kiew.* Abh. Universität Kiew. (Russ.)

1901. WAHLGREN, E. *Apterygoten aus Aegypten und dem Sudan.* Res. Swed. Exped. Egypt and the White Nile, No. 15, 1906.

1929. Womersley, H. *Some records of Collembola from Southern Rhodesia.* Ent. Monthly Mag., vol. 65, p. 152.

1930. —— *On some Apterygota collected in British Guiana by the Oxford University Expedition.* Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 6, p. 305.

1934 *a*. —— *A preliminary account of the Collembola Arthropleona of Australia.* Part 2: *Entomobryoidea.* Trans. R. Soc. S. Australia, vol. 58, p. 86.

1934 *b*. —— *On some Collembola Arthropleona from South Africa and Southern Rhodesia.* Ann. S. Afric. Mus., vol. 30, p. 44.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 49, nº 23 — Décembre 1942

Über den Brustschulterapparat und die hypaxonische Rumpfmuskulatur der Urodelen, insbesondere bei *Hynobius peropus* Boul. und *Siredon mexicanum* Shaw.

Von
Aloys STÄUBLE
(Basel).
(Zoologisches Institut der Universität Freiburg).

Mit den Tafeln 4 und 5 und 32 Textfiguren.

INHALTSVERZEICHNIS.

I. EINLEITUNG.

Die Entwicklung des Brustschulterapparates von Amphibien ist seit der Jahrhundertwende Gegenstand verschiedener Untersuchungen geworden. Unter den uns besonders interessierenden Urodelen wurden *Salamandra atra* Laur., *Salamandra maculosa* Laur. und *Molge alpestris* Laur. namentlich von Engler (1929) behandelt. Über *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. berichtet Hoffman (1930/36) und über *Megalobatrachus maximus* Schleg. Makinouchi (1932). Von den besonders wenig evoluierten Gruppen der *Siredonidae* und *Hynobiidae* dagegen liegen über die Morphogenese des Brustschulterapparates (ausser den Mitteilungen Wiedersheim's (1889/90/92) über den Axolotl) keine Angaben vor.

Engler (1929) hat für *Salamandra atra* Laur. und *Molge alpestris* Laur. eine unpaare Anlage des autochthon entstehenden Sternum festgestellt und dieses Verhalten auch für *Salamandra maculosa* Laur. als das Normale betrachtet, während nach Wiedersheim nur bei *Molge (Triton) alpestris* Laur. eine unpaare Anlage des Sternum vorliegt, bei *Salamandra* und beim Axolotl dagegen eine paarige.

Besonders wichtig erscheint in diesem Zusammenhang auch die Frage, ob und wie weit namentlich bei den „primitiven" Urodelen ein Anteil des Gürtels an der Bildung des Sternum nachweisbar ist. Nach Götte (1877) sind am Sternum der Urodelen zwei Teile zu unterscheiden: „1. die Knorpelstücke der Linea alba mit ihren

Fortsetzungen in den geraden Bauchmuskel... 2. die Knorpelteile der die Epicoracoidea verbindenden Membran, welche sich an jene Stücke anschliessen.." GÖTTE (1877) schreibt weiter: „Diese beiderlei Teile werden schon durch ihre verschiedenen Ursprungsstätten, die zum Schultergürtel gehörige Membran und den geraden Bauchmuskel, genetisch geschieden". Auch T. J. PARKER (1890 *a*) gibt für das Sternum der Urodelen einen doppelten Ursprung an: „In the tailed Amphibia the sternum has a double origin: A pair of cartilaginous bands appear in the inscriptiones tendineae of the mm. recti abdominis, and a pair of narrow strips are separated off from the posterior borders of the coracoids. From these four elements the sternum is produced." Später verleiht HANSON (1919) der Vermutung Ausdruck, bei *Siredon mexicanum* Shaw werde das Sternum im Laufe der Ontogenese von den Partes coracoideae abgegliedert, und neuerdings stellt HOFFMAN (1930/36) bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. eine Beteiligung der Partes coracoideae an der Ausbildung des Sternum fest, wie dies von DE VILLIERS (1922) für *Bombinator* und *Alytes* nachgewiesen worden ist. Demgegenüber hatte WIEDERSHEIM (1892) betont, dass von einem Anteil des Gürtels an der Bildung des Sternum „weder bei den geschwänzten noch bei den ungeschwänzten Amphibien" die Rede sein könne.

Eine Durchsicht der Literatur zeigt, dass namentlich über die verschiedenen membranösen Bildungen, die mit Sternum und Schultergürtel der Amphibien zusammenhängen, eine auffallende Unklarheit besteht. Auch diesen Verhältnissen ist im folgenden Aufmerksamkeit geschenkt worden.

Im weiteren soll die Frage behandelt werden, ob und wie weit sich am Brustschulterapparat von *Siredon mexicanum* Shaw typische Veränderungen im Zusammenhang mit der Metamorphose abspielen. Nachdem zahlreiche Autoren auf die relative Einförmigkeit des Urodelenschultergürtels und ebenso auf seine starken individuellen Formschwankungen hingewiesen haben, lag es nahe, den Brustschulterapparat verschiedener Urodelen zu vergleichen und gegebenenfalls sowohl Beziehungen zu den Biotopen als auch Korrelationen zur äusseren Körperform festzustellen.

Schliesslich wurde auch die hypaxonische Rumpfmuskulatur von *Siredon mexicanum* Shaw und von *Hynobius peropus* Boul. untersucht, wozu namentlich der Widerspruch der Angaben MAURER's (1891/1911) zu den neueren Ausführungen HOFBAUER's (1934)

Veranlassung war. Die entsprechenden Verhältnisse von *Hynobius peropus* Boul. sind dabei zum ersten Mal geprüft worden.

Das Thema meiner Arbeit und die Beschaffung des wertvollen Materials verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. J. Kälin. Dafür, sowie für die Leitung der Arbeit und das ständige Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, sei meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

II. ÜBER DIE PHYLOGENESE DER URODELEN.

In der Frage nach den stammesgeschichtlichen Beziehungen der Amphibien stehen sich hauptsächlich zwei Anschauungen gegenüber. Die ältere betrachtet die angeblich von den Fischen abzuleitenden Stegocephalen [1] als die Vorfahren der rezenten Amphibien (z. B. Moodie (1908) [2], Watson (1917), Abel (1924), Goodrich (1930), Franz (1931), Naef (1931), Noble (1931), Stadtmüller (1936), Kuhn (1938), Stromer (1938), usw.). Die in diesem Zusammenhang besonders massgebenden Gedankengänge sind von Noble (1931) in gedrängter Form dargestellt worden. Im folgenden sei versucht, die entsprechende Auffassung von der Phylogenese der Amphibien durch ein Schema wiederzugeben.

	Fossile Gruppen		Rezente Gruppen
Ganoidei — Crossopterygii, F. Osteolepidae (Devon)[3]	*Lepospondyli* — (Carbon u. Perm)	*Gastrocentrophori* *Nectridae* *Aistopodidae* — *Adelospondyli*	*Gymnophiona*[4]
	Phyllospondyli — (Carbon u. Perm)	*Branchiosauridae* –	*Urodela* *Anura*
	Labyrinthodontia — (Unt. Carbon bis Trias)	*Stereospondyli* (Trias) *Rhachitomi* (Perm-Trias) *Embolomeri* (Unt. Carbon-Perm)	

[1] Watson (1917): „... it is shown that shoulder girdle and fore-limb of *Eryops* may have arisen directly from that of fish..."

[2] Moodie (1908): „There can be but little doubt that the Caudata are direct descendants of the Branchiosauria, of which they are but degenerate forms."

[3] Möglicherweise sollen die Stegocephalen jedoch direkt von einem gemeinsamen hypothetischen Ahnen der fossilen *Dipnoi* und *Ganoidei* abstammen (vgl. Noble (1931)). Hierfür tritt z. B. Watson (1926) ein: „It is from this hypothetical fish that I believe the Amphibia tho have arisen."

[4] Noble (1931) betrachtet die *Aistopodidae* zwar als „the sirens and amphiumas of the Carboniferous swamps" und sagt von den Gymnophionen: „having no fossil representatives". Nach Marcus (1933) dagegen stehen die Gymnophionen mit den Stegocephalen in engem Zusammenhang, und es wäre nach diesem Autor angezeigt, sie mit den *Aistopodidae* in einer Gruppe zu vereinigen.

Nach WATSON (1926) hätten wir in den *Embolomeri* (im besonderen soll dies von *Eogyrinus* gelten) primäre Wasserbewohner und die primitivsten bekannten Stegocephalen zu erblicken. Sie sollen den Osteolepiden sehr nahe stehen.

NAUCK (1938) berichtet in seinen Ausführungen über den Brustschulterapparat der Landwirbeltiere, dass er die Stegocephalen an den Anfang stelle, weil sich nach seiner Ansicht „von hier aus das Zonoskelett der Amphibien und das der übrigen Vierfüssler, vor allem das der Reptilien, formal leicht ableiten lässt", und nicht weil etwa der Schultergürtel der primitivsten Stegocephalen bekannt wäre.

NOBLE (1931) versucht bei den Stegocephalen eine fortschreitende Umbildung der Schultergürtelpartien in Richtung auf die Verhältnisse der rezenten Amphibien festzustellen. In der Schultergürtelreihe: *Eryops* (Vertreter der *Labyrinthodontia*) — *Ascaphus* (primitiver Froschlurch) — *Siredon* soll sich eine fortschreitende Rückbildung der knöchernen Elemente und ein Überhandnehmen des Knorpels zeigen. Es kann indessen nicht verkannt werden, dass zwischen den Gliedern dieser Reihe sehr grosse Unterschiede bestehen. Auf alle Fälle stehen die primitiven Anuren den *Branchiosauridae* näher als die Urodelen. NOBLE (1931) gibt zu, dass eine Übergangsform vom Schultergürtel der *Branchiosauridae* zu jenem der Urodelen nicht bekannt sei.

In der Arbeit *Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens* haben ANTHONY und VALLOIS (1914) ausdrücklich von einem Vergleich mit dem Schultergürtel der Stegocephalen abgesehen, weil die knorpeligen Teile zerstört sind und damit die Interpretation der knöchernen Elemente sehr schwierig sei.

Ganz abgesehen von jeder phylogenetischen Interpretation ist also eine befriedigende formale Ableitung des Urodelenschultergürtels von jenem der Stegocephalen bis heute nicht möglich.

Eine Reihe vor allem neuerer Autoren leitet die Urodelen direkt von Fischen ab (z. B. DOLLO (1895), WINTREBERT (1910/22), BOLKAY (1928), HARMS (1929), NILS HOLMGREN (1933), HERRE (1935/37), usw.). Nach HERRE (1935) würden nicht nur die Urodelen, sondern auch die Gymnophionen, sowie die Stegocephalen, und wahrscheinlich die Anuren direkt von Fischen abstammen. Bezüglich der Urodelen schreibt er: ...ein eingehender Vergleich der morphologischen und biologischen Entwicklungslinien macht deutlich, dass die heute noch herrschende Ansicht der Ableitung der Urodelen von den Stegocephalen sehr wenig Wahrscheinlichkeit hat..." (HERRE (1937)). In einer neueren Untersuchung über das Extremitätenskelett der Wirbeltiere findet HOLMGREN (1933) grössere Ähnlichkeit zwischen den Extremitäten von Dipnoern und Urodelen als zwischen jenen von Anuren und Urodelen. Er kommt zum Schluss, dass „The Urodela must be cut off from the other amphibians as a tetrapod class of its own". Die Anuren, Stegocephalen und vielleicht die Gymnophionen wären darnach als Klasse der Amphibien zusammenzufassen, welche derjenigen der Urodelen koordiniert sei.

Weitere enge Beziehungen zwischen den Amphibien und Dipnoern

wurden in neuerer Zeit durch KERR (1932) betont: Übereinstimmung in der Ausbildung verschiedener Organe, wie Lunge, Blutgefässystem, Pallium, Choanen, Kiemen, usw. Diese und andere Merkmale „constitue together an assemblage of features which demonstrates irrefutably the close relationship with the Amphibia and the distinctness from the other Fishes".

Die Gegensätzlichkeit der Anschauungen bezüglich der Phylogenese der Urodelen (auf Grund weitgehend subjektiv bedingter unterschiedlicher Bewertung des Tatsachenmaterials) deutet an, dass eine phylogenetische Ableitung der Urodelen aus dieser oder jener Stammgruppe zur Zeit nicht möglich ist. Allen diesbezüglichen Spekulationen muss der Wert einer begründeten Hypothese abgesprochen werden. Denn sowohl in der einen wie in der anderen Richtung fehlen genügend geschlossene Formenreihen, durch welche die betreffende Deutung einen hervorragenden Grad der Wahrscheinlichkeit und damit einen besonderen Erklärungswert besitzen würde. Alles, was über die Stammesgeschichte der ältesten Urodelen gesagt werden kann, geht dahin, dass, wenn *Cocytinus gyrinoides* Cope, *Erierpeton branchialis* Moodie und *Lysorophus tricarinatus* Cope zu den Urodelen gehören, diese schon im Carbon, bezw. im Perm gelebt haben.

III. ZUR SYSTEMATIK DER URODELEN.

Anatomische Befunde und biologische Faktoren lassen die *Hynobiidae* (Winkelzahnmolche) als die primitivsten rezenten Urodelen erscheinen (DUNN (1928), NOBLE (1931), HERRE (1934/35)). Als Stammart betrachtet DUNN (1928) *Hynobius leechii* Boul. (1882) von Korea, dem *Hynobius peropus* Boul. (1882) von der Insel Hondo sehr nahe steht. Von NOBLE (1931) werden die *Hynobiidae* und die nächst höhere Familie der *Cryptobranchidae* zur Unterordnung der *Cryptobranchoidea* zusammengefasst. Daran schliesst sich nach diesem Autor die Unterordnung der *Siredonoidea („Ambystomoidea")* (Querzahnmolche) an.

Im folgenden Schema wurden die rezenten Urodelen nach der morphologischen Verwandtschaft zusammengestellt, wobei die Frage der phylogenetischen Beziehungen der angeführten Familien offen bleibt.

	Plethodontidae	
	Salamandridae —	*Sirenidae* *Proteidae* *Amphiumidae*
Hynobiidae —		
	Siredonidae	
	Cryptobranchidae	

Nach neueren Untersuchungen sind nicht nur die *Amphiumidae*, sondern auch die *Proteidae* und *Sirenidae* sehr wahrscheinlich zu den *Salamandridae* zu stellen (BOYDEN und NOBLE (1933), HERRE (1935)).

Über fossile Reste primitiver Urodelen berichtet ausführlich HERRE (1935 usw.), z. T. im Anschluss an MOODIE (1916). Die Funde sind spärlich. Fossile Hynobiiden sind bis heute nicht bekannt, was vielleicht mit dem Landleben dieser Formen zusammenhängt. Die verschiedenen *Andrias*-Reste aus dem Miocän sind zu den wasserbewohnenden *Cryptobranchidae* zu stellen. Aus dem früheren Pliocän von Nordamerika stammt *Plioamblystoma kansense* Adams. Es handelt sich um einen Schädel, von dem enge Beziehungen zum rezenten Axolotl nachgewiesen wurden. BROWN (1909) fand in den pleistocänen Schichten Nordamerikas „*Amblystoma*"-ähnliche Wirbel. Wie VON WETTSTEIN (1942) berichtet, konnte WEIGELT „erstmalig paläocäne Salamandriden von Walbeck (Deutschland) nachweisen. Es sind gleich fünf Arten, die Beziehungen zu den rezenten Ambystomiden, Hynobiiden und Plethodontiden zeigen." Fossile Reste anderer Formen sollen bis ins Carbon verfolgt werden können. *Cocytinus gyrinoides* Cope, der zu den *Proteidae* gehören soll, wurde im Carbon von Nordamerika (Pennsylvanien) gefunden. Hierher gehört auch *Erierpeton branchialis* Moodie. Aus dem unteren Perm stammt *Lysorophus tricarinatus* Cope, der an zahlreichen Stellen in Illinois, Texas und Oklahama gefunden wurde und nach ABEL (1919) zu den Urodelen gehört, was HERRE (1935) im Anschluss an die Untersuchung der Serienschliffe von SOLLAS (1920) bestätigt. Beziehungen zu einer rezenten Gattung lassen sich nicht erkennen. HERRE sieht in dieser perennibranchiaten Form jedoch Ähnlichkeiten mit dem *Palaeoproteus klatti* Herre aus dem Eocän. GOODRICH (1930) stellt *Lysorophus* ebenfalls zu den Urodelen, zieht aber auch die Zugehörigkeit zu den Gymnophionen in Erwägung. NOBLE (1931) glaubt, dass *Lysorophus* zu den Stegocephalen, im besonderen zu den *Adelospondyli* gehöre. Weitere Urodelen-Reste sind aus der Kreide bekannt geworden. So *Hylaeobatrachus croyi* Dollo (Belgien), der möglicherweise zu den *Proteidae* in engerer genetischer Beziehung steht. Auch *Scapherpeton tectum* Cope, *S. laticolle* Cope usw. (Nordamerika) und *Hemitrypus jordianus* Cope (Nordamerika) stammen aus der Kreide. Die Frage, ob ihre Einordnung in die Familie der *Siredonidae* durch COPE berechtigt sei, wird von HERRE (1935) ausdrücklich offen gelassen. Häufiger sind die Reste im Tertiär. Diese können schon in engere Beziehung zu rezenten Formen gebracht werden.

Siredon mexicanum Shaw (1798).

Der „echte" mexikanische Axolotl hat leider sehr verschiedene wissenschaftliche Namen erhalten (vgl. WOLTERSTORFF 1930)[1]. Die Benennung *Siredon pisciforme* (auch *pisciformis*) Shaw war in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts ziemlich allgemein in Gebrauch (abgesehen von Systematikern z. B. auch bei PARKER (1868), WIEDERSHEIM

---

[1] Die Bezeichnung *Gyrinus mexicanus* Shaw (1798) ist deshalb hinfällig, weil der Gattungsname *Gyrinus* homonym ist mit *Gyrinus* L.

(1892) usw.). Nach der Metamorphose, die erstmals 1865 von DUMÉRIL im Pariser „Jardin des plantes“ beobachtet worden war, erkannte man ein Urodel, das sich als zur Gattung *Ambystoma* Tschudi (1838)[1] gehörig erwies. HOFFMANN (1873—78) führt deshalb *Siredon* systematisch nicht mehr unter den *Ichthyoidea* an und bemerkt unter der Familie der *Menobranchidae*: „Hierher würde auch die Gattung *Siredon* Wagl. zu stellen sein, wenn sie eine selbständige Form repräsentierte“. Der alte Name wurde durch *Amblystoma mexicanum* Shaw ersetzt. Später wurde die inzwischen festgestellte ursprüngliche Schreibweise TSCHUDI's (*Ambystoma*) eingeführt. Da aber die Nomenklaturregeln die Korrektur von Schreibfehlern gestatten, ist neuerdings vielfach wieder *Amblystoma* in Anwendung gekommen.

1930 schreibt WOLTERSTORFF: „Wie schon in meinem Kat. Amph. Magdeburg[2] bemerkt, hat der Name *Siredon* Wagler[3], für die Larvenform errichtet, nach den jetzt gültigen Nomenklaturregeln die Priorität vor *Ambystoma* Tschudi[4].“ Trotzdem schlägt WOLTERSTORFF (1930) vor, den Namen „*Ambystoma*“ beizubehalten, um „neue Verwirrung zu vermeiden“.

Neuerdings hat sich H. M. SMITH (1939) mit dieser Frage befasst. Auch er verweist auf die Priorität von *Siredon* gegenüber *Amblystoma*, will aber, aus dem gleichen Grunde wie WOLTERSTORFF (1930), den Namen *Amblystoma* nicht abgeschafft wissen[5]. Die Bezeichnung *Siredon* will er jedoch auch nicht aufgeben. Er entschliesst sich zu einem Kompromiss, indem er den Gattungsnamen *Siredon* Wagler (1830) für den mexikanischen Axolotl (*Amblystoma mexicanum* Shaw) verwendet, der fortan *Siredon mexicanum* Shaw (1798) heissen soll[6]. Zur gleichen Gattung würde nach SMITH (1939) auch das bisherige *Amblystoma dumerili* Dugès (1869) gehören und zwar als *Siredon dumerilii* Dugès (1869). In der von SMITH (1939) definierten Gattung *Amblystoma* wären somit diese beiden Arten nicht mehr enthalten, sondern nur Formen, die „normalerweise“ metamorphosieren[7]. Dass diese Aufteilung objektiv berechtigt sei, dürfte zum mindesten fraglich sein. Vom weitverbreiteten nordamerikanischen *Amblystoma tigrinum* (Green) (1825) ist bekannt, dass es sowohl metamorphosiert, als auch, und zwar im Gebiete der

---

[1] TSCHUDI schrieb in seiner *Classification der Batrachier* (1838) konsequent „*Ambystoma*“.

[2] *Katalog der Amphibiensammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg. I. Apoda, Caudata.* Festschrift, Abhandl. u. Ber. a. d. Mus. f. Natur- und Heimatkunde, Band IV, Heft 2, 1925, p. 303.

[3] WAGLER, *System der Amphibien*, 1830, p. 209, 315.

[4] TSCHUDI, *Classification der Batrachier.* Mém. Soc. Nat. Neuchâtel 1839, p. 92.

[5] „To throw all species now referred to *Ambystoma* into the genus *Siredon* would add tremendously to the taxonomic confusion already caused in the group.“ SMITH (1939).

[6] Diese Bezeichnung findet sich z. B. schon bei C. v. SIEBOLD (1877): „*Siredon mexicanus*“.

[7] „*Ambystoma* redefined ... includes only forms which normally transform into the adult land stage“ (SMITH (1939)).

Rocky Mountains (z. B. in Colorado, New Mexico, North Dakota; vgl. NOBLE (1931), OSBORN (1901)), „normalerweise" neotenisch ist. Diese neotenische „Bergform" wäre in konsequenter Anwendung des SMITH'schen Vorschlages als *Siredon tigrinum* (Green) zu bezeichnen und die metamorphosierende Form würde *Amblystoma tigrinum* (Green) heissen. Zwei verschiedene Gattungsnamen für ein und dieselbe Species ! Wollte man vorschlagen, der Gattungsname *Siredon* solle nur für Formen gelten, bei denen die Metamorphose in der freien Natur überhaupt nie eintritt, dann wäre zu bedenken, dass *Siredon mexicanum* Shaw, wie auch *Siredon dumerilii* Dugès als nahe Verwandte der genannten nordamerikanischen Form angesehen werden. „*Ambystoma mexicanum* und *Ambystoma dumerili* sind sicher beide aus der Verwandtschaft des nordamerikanischen *Ambystoma tigrinum* hervorgegangen..." (WOLTERSTORFF (1930)). [1]

Diese Überlegungen lassen den Kompromiss von SMITH (1939) als unbefriedigend erscheinen. Wenn schon der Gattungsname *Siredon* Wagler (1830) Geltung haben soll — und dies trifft tatsächlich zu —, dann muss er für alle „*Amblystoma*"-Arten in Anwendung kommen. Die Bezeichnung *Siredon* dürfte auch keine solche Verwirrung schaffen, wie WOLTERSTORFF und SMITH behaupten. Wer den Namen *Amblystoma* kennt, dem ist in der Regel auch die Bezeichnung *Siredon* nicht fremd. Ich verwende deshalb den Gattungsnamen *Siredon* nicht bloss für den bekannten mexikanischen Axolotl, sondern auch für die anderen Arten (also z. B. für den nordamerikanischen sogenannten Tiger-Salamander). Als Familienname muss konsequenterweise *Siredonidae* gelten und als Bezeichnung für die Unterordnung *Siredonoidea*.

In Mexiko sollen fünf verschiedene Formen der Familie *Siredonidae* vorkommen [2]:

1. *Siredon tigrinum* (Green) (1825), eine in Nordamerika weitverbreitete Art, ist auch in einem Teile von Mexiko zu finden.
2. *Siredon tigrinum*, Subspecies *velascoi* Wolt. (1930), früher als *Siredon tigrina* Velasco (1879) bezeichnet.
3. *Siredon mexicanum* Shaw (1798), der „echte" mexikanische Axolotl.
4. *Siredon dumerilii* Dugès (1869).
5. *Rhyacosiredon altamirani* (Dugès) (1896), eine Form, die nach WOLTERSTORFF (1930) wenigstens als Untergattung innerhalb der Gattung „*Amblystoma*" zu betrachten ist, von DUNN hingegen 1928 alz Genotypus einer neuen Gattung aufgestellt wurde (früher als *Amblystoma altamirani* Dugès (1896) bezeichnet).

[1] DUNN (1940), *The races of Ambystoma tigrinum*, war mir der Zeitumstände halber nicht zugänglich.

[2] Die Beschreibung dieser mexikanischen Formen ist bei LAFRENTZ (1930) und WOLTERSTORFF (1930) einzusehen. Über *Rhyacosiredon* siehe DUNN (1928). Über *Siredon mexicanum* Shaw und *Siredon dumerilii* Dugès vgl. SMITH (1939).

Bei der zweiten, dritten und vierten Form handelt es sich um nähere Verwandte von *Siredon tigrinum* (Green). *Siredon dumerilii* Dugès gilt als Parallelform zu *Siredon mexicanum* Shaw, zeigt aber stärkere Einpassung ins Wasserleben.

Lafrentz (1930) betrachtet es als wahrscheinlich, dass der in Europa überall eingewöhnte „Axolotl" dem mexikanischen Axolotl (*Siredon mexicanum* Shaw), der im Xochimilco-See vorkommt [1], gleichzusetzen sei. Wolterstorff (1930) sieht keinen Grund, die Identität zu bezweifeln. Habitus, Grösse und Färbung sind — abgesehen von den Albinos — gleich geblieben. Lafrentz meint, es könnten sich durch die jahrzehntelange Gefangenhaltung und Inzucht gewisse Unterschiede morphologischer und biologischer Art herausgestellt haben. Die Tiere im Xochimilco-See sind z. B. alle dunkelgrau bis schwarz gefärbt.

IV. MATERIAL UND TECHNIK.

A. Material.

Die untersuchten Axolotl (*Siredon mexicanum* Shaw) habe ich zur Hauptsache im zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz) gezüchtet. Einige Tiere wurden durch Thyroxin-Behandlung zu frühzeitiger Metamorphose gebracht. Ferner standen mir zwei geschlechtsreife Axolotl zur Verfügung. Sie waren von H. Reichelt, Berlin, bezogen worden. Dazu gesellte sich ein ausgewachsenes metamorphosiertes Exemplar aus der Sammlung des Institutes. Das gesamte Hynobiiden-Material wurde mir von Herrn Prof. J. Kälin besorgt vom Shibayama Natural Science Laboratory Dangosaka, Komagome, Tokyo, Japan. Untersucht wurden sechs Exemplare von Entwicklungsstadien des *Hynobius peropus* Boul. und ein juveniles Exemplar des *Hynobius naevius* (Schleg.), sowie ein adultes Tier der letzteren Art und drei adulte Exemplare von *Hynobius peropus* Boul., ferner ein ausgewachsener *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) (1782), ebenfalls ein Hynobiide.

---

[1] Smith (1939) erwähnt als Fundorte von *Siredon mexicanum* Shaw: Distrito Federal: Vicinity of Mexico City; Mexico: Lake Chalco, Lerma, Texcoco. Lafrentz (1930) schreibt: „Der Aufenthaltsort dieser Tiere ist nur allein der See von Xochimilco, der etwa 20—25 km südöstlich der Hauptstadt mit ihr in gleicher Höhe von 2300 m liegt, etwa 35 km² gross ist und früher wohl mit dem erheblich grösseren See von Chalco zu einem einheitlichen Wasserbecken verbunden war." (Letzterer wurde vor vielen Jahren trocken gelegt). An anderen Fundorten habe er keine Nachforschungen anstellen können, *Siredon mexicanum* Shaw sei aber auf alle Fälle im Texcoco-See nicht zu finden. Smith (1939) hat also auch die Subspecies *velascoi* Wolt. von *Siredon tigrinum* Green aus dem Texcoco-See unter die Species *Siredon mexicanum* Shaw gestellt.

1. *Hynobius* Tschudi (1838).

Das *Hynobius*-Material aus Japan war als *Hynobius fuscus* S. (jap. Butisansiouo) von Nagano und als *Hynobius naevius* S. (jap. Kasumi-sansiouo) von Nagano beschriftet. Dunn hat 1923 „*Hynobius fuscus*" in zwei verschiedene Species aufgeteilt, *Hynobius peropus* Boul. (1882) und *Hynobius retardatus* Dunn (1923). Nach den Unterscheidungsmerkmalen der Hynobiiden und den geographischen Angaben, wie sie

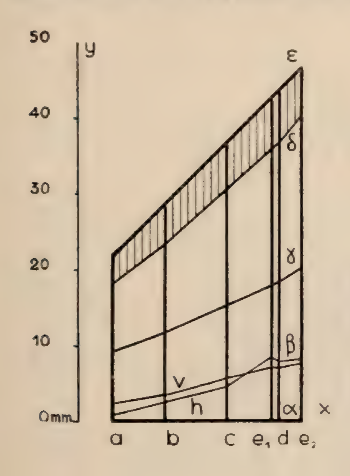


Abb. 1. — *Hynobius peropus* Boul.

Graphische Darstellung der wichtigsten Dimensionen von Stadium A—E.

Die x-Achse veranschaulicht den relativen Abstand der Individuen in Bezug auf die totale Länge, die y-Achse die Dimensionen.

a—*e* 2 Bezeichnungen der Individuen.

α—β Länge der Extremitäten (*v* vordere, *h* hintere rechte Extremität).

α—γ Abstand von der Schwanzspitze bis zur Kloakenspalte.

α—δ Doppelte Schwanzlänge.

α—ε Totale Länge; (die schraffierte Zone zeigt, um wieviel der Rumpf die doppelte Schwanzlänge übertrifft).

Tabelle I.

Entwicklungsstadien von *Hynobius peropus* Boul.[1]

Stadium	Bezeichnung der Individuen	Totale Länge	Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Kloakenspalte	Abstand von der Kloakenspalte bis zur Schwanzspitze	Länge der rechten vorderen Extremität[2]	Länge der rechten hinteren Extremität
A	*a*	22,2	13,0	9,2	2,5	1,0
B	*b*	29,4	17,7	11,7	3,5	2,8
C	*c*	36,8	21,5	15,3	5,8	4,9
D	*d*	43,6	25,2	18,4	7,3	8,0
E	*e* 1	43,0	25,0	18,0	7,3	8,5
	e 2	46,7	26,5	20,2	7,6	8,2
			Hynobius naevius (Schleg.)			
E	*e*	42,0	23,7	18,3	7,3	7,2

[1] Alle Masse in Millimeter.
[2] Gemessen an der Aussenseite.

Dunn (1923) entnommen werden konnten, handelt es sich beim vorliegenden Material von „*Hynobius fuscus*“ um *Hynobius peropus* Boul. (1882). [Bei den Larven konnten allerdings die von Noble (1931) erwähnten Krallen nicht festgestellt werden].

Dem Zustand des Brustschulterapparates entsprechend, habe ich verschiedene Entwicklungsstadien (A, B, C usw.) unterschieden. Über die Masse der Tiere orientiert Tabelle I, sowie eine graphische Darstellung der wichtigsten Dimensionen (Abb. 1). *Hynobius naevius* (Schleg.) erweist sich auch in der Entwicklung der Muskulatur (sie ist

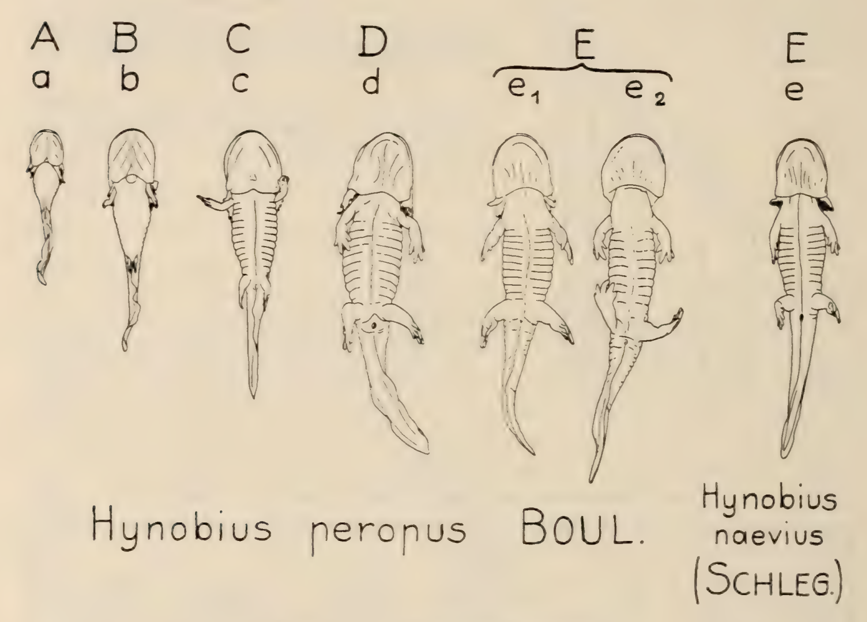


Abb. 2. — Umrisszeichnungen
von *Hynobius peropus* Boul. und *Hynobius naevius* (Schleg.).
Stadium A—E: *a*—*e* 2 und *e* Bezeichnungen der Individuen.
Natürliche Grösse.

viel schwächer ausgebildet) und des Brustschulterapparates deutlich als eine andere Art.

Abbildung 2 zeigt Tiere der untersuchten Entwicklungsstadien im Umriss.

Die Masse der adulten Tiere betragen: *Hynobius peropus* Boul., drei Exemplare von durchschnittlich 105 mm Länge; *Hynobius naevius* (Schleg.), ein Exemplar von 135 mm Länge; *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn), ein Exemplar von 143 mm Länge.

Das gesamte *Hynobius*-Material war in Formol fixiert und aufbewahrt.

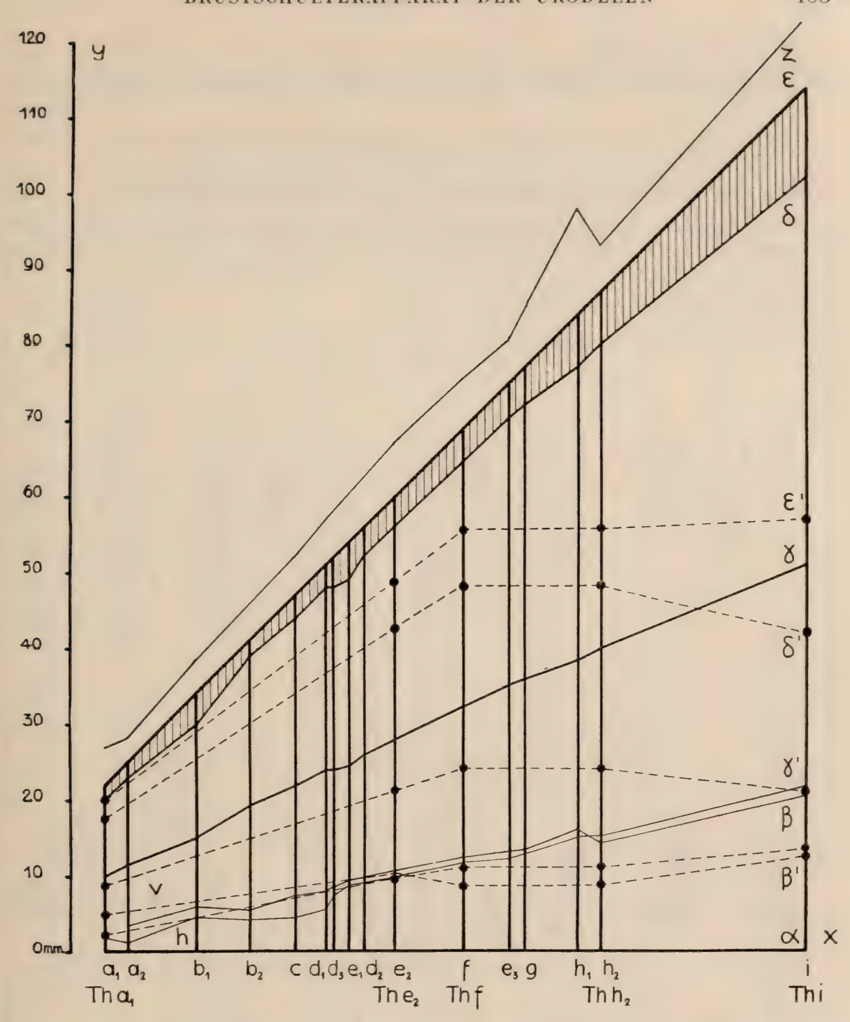


ABB. 3. — *Siredon mexicanum* Shaw.

Graphische Darstellung der wichtigsten Dimensionen von Stadium A—I.
*a*1—*i* Bezeichnungen der Individuen.

Th *a* 1, Th *e* 2 usw. Bezeichnungen der Thyroxin-Tiere; ihre Dimensionen sind auf der Linie der entsprechenden Kontrolltiere vermerkt; (Th *f* = Th *h* 2).

α—β Länge der Extremitäten (*v* vordere, *h* hintere rechte Extremität).
α—γ Abstand von der Schwanzspitze bis zur Kloakenspalte.
α—δ Doppelte Schwanzlänge.
α—ε Totale Länge (fixiert); (die schraffierte Zone zeigt, um wieviel der Rumpf die doppelte Schwanzlänge übertrifft).
α—ζ Totale Länge (lebend).

Dimensionen der Thyroxin-Tiere (fixiert):
α—β' Länge der Extremitäten.
α—γ' Abstand von der Schwanzspitze bis zur Kloakenspalte.
α—δ' Doppelte Schwanzlänge.
α—ε' Totale Länge.

2. *Siredon* Wagler (1830): *Siredon mexicanum* Shaw.

Die Tiere wurden wiederum der Entwicklungsstufe des Brustschulterapparates entsprechend in verschiedene Stadien eingeteilt, wobei allerdings der Zustand der Sternalanlage besonders massgebend war. Es zeigt sich, dass diese Gruppierung in relativ enger Beziehung zur totalen Körperlänge steht (Ausnahmen sind festzustellen). Tabellen II und III

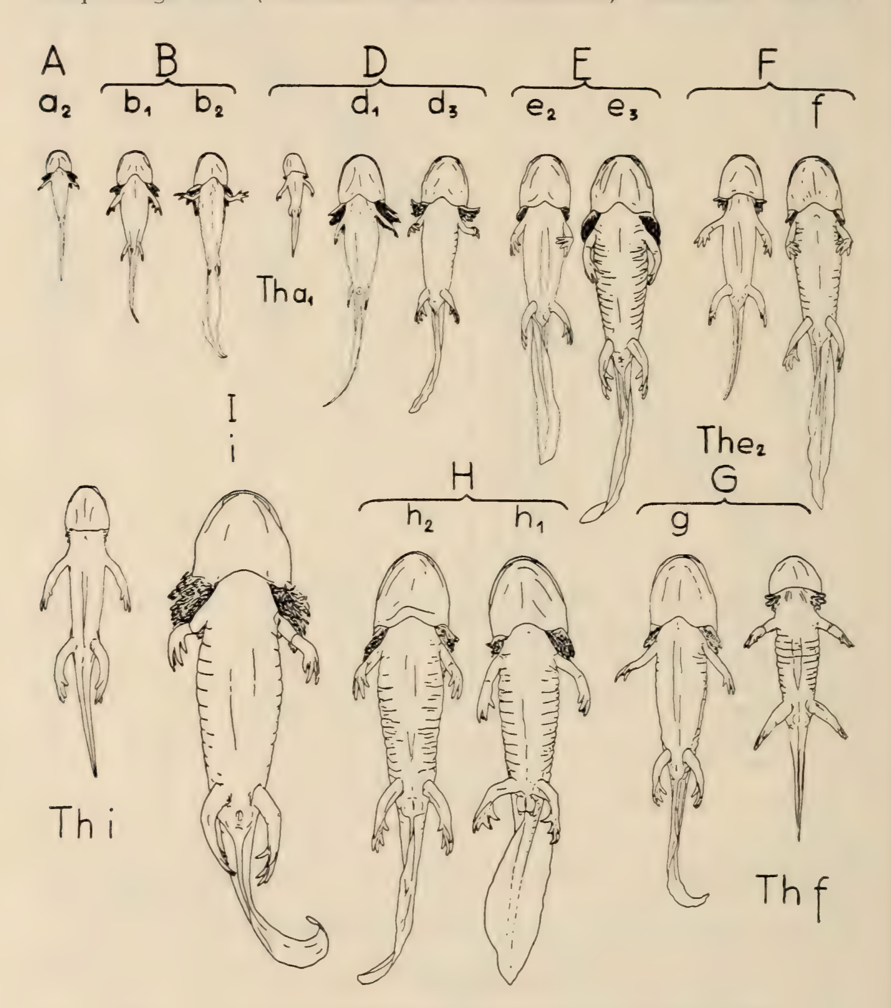


ABB. 4. — Umrisszeichnungen von *Siredon mexicanum* Shaw.

Stadium A—I: *a* 2—*i* Bezeichnungen der Individuen. Th *a* 1, Th *e* 2 usw. Bezeichnungen der Thyroxin-Tiere (letztere wurden zu den ihnen ungefähr entsprechenden Stadien gestellt). 2/3 natürlicher Grösse.

geben verschiedene Masse wieder; sie wurden in Abbildung 3 graphisch dargestellt. Abbildung 4 zeigt Tiere der verschiedenen Stadien im Umriss.

TABELLE II.

Entwicklungsstadien von *Siredon mexicanum* Shaw [1].

Stadium	Bezeichnung der Individuen	Totale Länge		Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Kloakenspalte	Abstand von der Kloakenspalte bis zur Schwanzspitze	Länge der vorderen rechten Extremität	Länge der hinteren rechten Extremität
		fixiert	lebend				
A	*a* 1	22,0	27,0	12,0	10,0	?	2,0
	a 2	25,5	28,1	14,0	11,5	3,5	1,2
B	*b* 1	34,0	38,5	19,0	15,0	6,0	4,7
	b 2	40,8	46,2	21,6	19,2	5,5	4,3
C	*c*	47,2	52,2	25,2	22,0	7,2	4,7
D	*d* 1	51,2	57,2	27,1	24,1	8,0	5,6
	d 2	56,0	—	30,0	26,0	?	9,8
	d 3	52,0	—	28,0	24,0	8,5	7,5
E	*e* 1	54,5	—	30,0	24,5	9,2	8,8
	e 2	59,8	67,2	31,8	28,0	10,7	9,8
	e 3	74,8	80,3	39,6	35,2	13,1	12,4
F	*f*	69,2	75,5	37,0	32,2	12,2	11,8
G	*g*	77,0	85,5	41,1	35,9	13,4	12,9
H	*h* 1	84,5	98,0	46,3	38,2	16,1	15,1
	h 2	87,5	93,0	47,5	40,0	14,2	15,1
I	*i*	114,4	123,0	63,8	50,6	20,5	21,9

[1] Alle Masse in Millimeter.

TABELLE III. — Entwicklungsstadien der thyroxinbehandelten Exemplare von *Siredon mexicanum* Shaw [1].

Stadium	Bezeichnung der Individuen	Zugeordnete Kontrolllarven		Dauer der Thyroxinbehandlung in Tagen	Totale Länge		Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Kloakenspalte	Abstand von der Kloakenspalte bis zur Schwzspitze	Länge der vorderen rechten Extremität	Länge der hinteren rechten Extremität
		Stadium	Individuum		fixiert	lebend				
C-D	Th*a* 1	A	*a* 1	45	20,3	28,5	11,5	8,8	5,0	2,2
F-G	Th*e* 2	E	*e* 2	50	48,8	54,9	27,6	21,2	10,5	9,7
G	Th*f*	F u. H	*f* u. *h* 2	150	55,7	60,5	31,6	24,1	8,7	11,1
—	Th*i*	I	*i*	170	57,0	62,0	36,0	21,0	12,5	13,5

[1] Alle Masse in Millimeter.

Die mit Thyroxin behandelten Tiere verblieben bis zur Fixierung in der Hormon-Lösung (15—30 γ Thyroxin pro Liter Wasser).

Die Masse der geschlechtsreifen Tiere betragen: Wasserform: zwei Exemplare von ca. 175 mm Länge; Landform: ein Exemplar von ca. 195 mm Länge.

B. Technik.

Als Fixierungsflüssigkeit für das selbstgezüchtete *Siredon*-Material wurde ein Gemisch von Sublimat, Alkohol und Eisessig verwendet (Aqua dist. 1000 cm^3, Sublimat 70 gr., Alkohol (95%ig) 500 cm^3, Eisessig 50 Tropfen), das ich je nach der Grösse des Objektes bis 24 Stunden und darüber einwirken liess. Hierbei erwies es sich auch für grosse Tiere (80 mm) als überflüssig, das Material durch einen Einschnitt oder dergleichen zu verletzen. Diese Art der Fixierung erlaubte eine schöne Dreifachfärbung.

Ein Entkalken war auch für die grösseren Larven nicht nötig. Um ein zu starkes Hartwerden der Objekte zu vermeiden, wurde an Stelle von Xylol Methylbenzoat-Celloidin verwendet, wodurch die Behandlung mit absolutem Alkohol entbehrlich wurde. Das Material verblieb darin 24 Stunden (zweimaliger Wechsel), wurde anschliessend für eine halbe Stunde in Benzol verbracht und ebensolang in Benzol-Paraffin (1 : 1). Die aufgeklebten Schnitte (Schnittdicke 12—20 μ) wurden im Brutschrank (40° Celsius) getrocknet. Der hierbei gelegentlich entstehenden Gefahr des Abblätterns der Schnitte wurde dadurch begegnet, dass durch Einstellen einer Glasschale mit Wasser in den Brutschrank, die Luft etwas feucht erhalten wurde. Falls bei der Weiterbehandlung ein Wegfallen der Schnitte vom Objektträger drohte, besonders aber zum Schutze der zwecks Herstellung eines Modelles angebrachten Richtlinien, wurden die in Frage stehenden Objektträger aus dem absoluten Alkohol für einige Sekunden in eine 0,5 prozentige Celloidinlösung verbracht; (absoluter Alkohol : Äther = 1 : 1; Romeis 406 [1]).

Die besten Färbungsresultate wurden erreicht mit der Dreifachfärbung: Boraxkarmin, Bleu de Lyon, Bismarckbraun. Stückfärbung in Boraxkarmin 24—48 Stunden. Die Schnitte wurden etwa 10—15 Minuten in 0,5 prozentiger Lösung von Bleu de Lyon (Alkohol 70%ig) und anschliessend ebensolange in einer 0,5 prozentigen wässerigen Lösung von Bismarckbraun gefärbt. Resultat: Kerne karminrot; Muskelfasern und Nervensystem himmelblau; Knorpel (jung) gelborange; Knochen violett bis blau.

Das in Formol fixiert bezogene *Hynobius*-Material nahm nur Boraxkarmin gut auf. Bleu de Lyon, das bei *Siredon* ein leuchtendes Blau ergab, war hier unschön. Dasselbe gilt für die Färbung mit Bismarckbraun, die oft mehrere Stunden beanspruchte. Mucicarmin als Knorpel-

---

[1] Romeis, B., *Taschenbuch der mikroskopischen Technik*, 13. Aufl., München u. Berlin, 1932.

farbe erwies sich hier als unbrauchbar. Offenbar hat das Knorpelgewebe unter der Fixierung in wässerigem Formol und unter der Aufbewahrung in dieser Flüssigkeit gelitten (vgl. Romeis 1262). Die anatomische Struktur des Objektes hat jedoch hierbei in keiner Weise Schaden genommen.

Von einem 175 mm grossen Axolotl wurde ein Durchsichtigkeitspräparat nach der Methode von Lundvall (1927) (Romeis 1277) hergestellt (Knorpelfärbung mit Toluidinblau).

Um bei grossen Exemplaren von *Siredon mexicanum* Shaw und *Hynobius peropus* Boul. die genaue Form des Gürtels und besonders des Sternum feststellen zu können und um eine Verletzung der verschiedenen Elemente zu vermeiden, färbte ich das Material zuerst in Toluidinblau, Mucicarmin oder Bismarckbraun. Erst dann wurde die Präparation des Brustschulterapparates vorgenommen.

Vom Brustschulterapparat des *Hynobius peropus* Boul. *e* 2 wurde ein Wachsplattenmodell (50-fache Vergrösserung) hergestellt nach der Methode von Born-Peter. Im Gegensatz zu Peter (1906) verwendete ich beim Herstellen der 1 mm dicken Wachsplatten beiderseits Makulaturpapier. Die Platten werden so viel homogener, als wenn man, wie dies Peter empfiehlt, auf einer Seite Florpapier verwendet.

V. BRUSTSCHULTERAPPARAT.

A. Historisches.

Einen vorzüglichen geschichtlichen Überblick über die vergleichend-anatomischen Untersuchungen am Brustschulterapparat der Amphibien verdanken wir de Villiers (1922). Da jedoch dieser Autor besonders auf die Angaben über die Anuren näher einging, sei hier das für die Urodelen Wichtigste mitgeteilt.

Nach Gegenbaur (1865/98) zeigt der Brustschulterapparat der Urodelen im Vergleich zu den Anuren einfachere Verhältnisse, was jedoch nicht als ein niederer Zustand zu bewerten sei. Der bis dahin vielfach als „Clavicula" bezeichnete oder ausnahmsweise auch als „Acromion" betrachtete Abschnitt des Urodelenschultergürtels sei als „Procoracoid" anzusehen. „Coracoid" und „Procoracoid" sollen aus einer einheitlichen Platte entstehen. Die beiden Regionen sind durch einen Einschnitt von einander getrennt, aber durch die „Membrana obturatoria" miteinander verbunden. Den dorsalen Gürtelteil bildet die „Scapula" mit dem „Suprascapulare" („Suprascapula"). Das knorpelige Sternum sei costalen Ursprungs, obwohl in der Ontogenese keine Verbindung mit den Rippen nachgewiesen werden könne.

W. K. Parker (1868) berichtet von elf verschiedenen Urodelen und teilt sie nach der Anzahl der Verknöcherungszentren des Schultergürtels in drei Gruppen ein. *Siredon mexicanum* Shaw wird zweimal behandelt. Zuerst als „*Siredon pisciformis* Shaw" und dann als „*Phaenerobranchus*

mexicanus Wagler" (metamorphosiertes Exemplar). Am Gürtel unterscheidet er „Coracoid", „Epicoracoid", „Praecoracoid" („Procoracoid" GEGENBAUR's), „Scapula" und „Suprascapula". Auch PARKER betrachtet das Sternum als Abkömmling der Rippen. Bei *Menopoma alleghaniensis* Harlan (*Cryptobranchus alleghaniensis* Daud.) spricht er von einem „protosternum" und nennt es „the counterpart of the ‚manubrium' or ‚prae-sternum' of Man and the other Mammals". Das „most symmetrical sternum" fand er bei *Siredon*; es weise aber hinten eine Einbuchtung auf und repräsentiere nur das „manubrium". Für *Lissototriton punctatus* Latreille (*Molge vulgaris* Laur.) u. a. berichtet er ergänzend von einem „evident xiphoid process", wofür er auch den Ausdruck „xiphisternum" verwendet. Vom metamorphosierten Axolotl sagt er: „I miss the sternum, which must have existed in the fresh state". PARKER war bemüht, eine paarige Sternalanlage nachzuweisen; es gelang ihm aber nicht: „I have not been able to find a primordial fissure along the mid-line of the sternum in any Urodelous Amphibian; but in all the true Salamanders, even in the adult, the anterior margin is obliquely split for some distance." Er berichtet weiter: „... the sternum shows ... the oblique fissure separating the right margin from the rest of the sternum, and which appears to be the primordial divisional line..." *(Lissototriton)*.

Der Urodelenschultergürtel lässt sich nach GÖTTE (1877) an Hand der Verhältnisse bei den Anuren leicht verstehen. Indessen schliesst er sich der Ansicht GEGENBAUR's, dass das Anuren-Procoracoid und die von letzterem bei den Urodelen ebenfalls als „Procoracoid" bezeichnete Gürtelregion homolog seien, nicht an, sondern betrachtet diese Partie bei den Urodelen als „Clavicula". Ein „Episternalapparat" sei bei den Urodelen „noch nicht zur Ausbildung gelangt", dagegen sei ein dem „Hyposternum" der Anuren homologes „Sternum" oder „Xiphoideum" vorhanden. Das „sogenannte Sternum" besteht nach GÖTTE bei allen Urodelen aus Knorpelstücken der „Linea alba", wozu bei einem Teil der Urodelen „Knorpelteile der die Epicoracoidea verbindenden Membran" kommen. Die letzteren allein wären dem „Hyposternalapparat" der Anuren homolog. Keines der genannten Elemente sei als „costal" zu betrachten. Die Knorpelteile der Membran sollen vom Schultergürtel stammen, die Knorpelstücke der „Linea alba" dagegen vergleicht er mit „bauchrippenähnlichen Knorpeln", die „mit den eigentlichen Rippen nichts gemein haben". Ein Beispiel für solche Elemente sieht er in den angeblichen Knorpelbildungen in den „Sehnenstreifen" des M. rectus bei *Menobranchus* (*Necturus*) und *Menopoma* (*Cryptobranchus alleghaniensis* Daud.). Wir hätten „in allen jenen mit einander verglichenen Stücken ein System von s e l b s t ä n d i g e n[1] Verknorpelungen und Verknöcherungen in den Sehnen des geraden Bauchmuskels, welches bei den Amphibien nur in getrennten Abschnitten und wenig regelmässig ... erscheint."

---

[1] Von mir (STÄUBLE) hervorgehoben.

Sabatier (1902) betrachtet das „système sternal“ als ein „système indépendant“.

Wie für Götte (1877), so ist auch für Wiedersheim (1883/89/90/92, 1906) das „Procoracoid“ der Urodelen lange Zeit eine „Clavicula“; indessen schliesst er sich später der Auffassung Gegenbaur's an. Über das Sternum schreibt er 1883: „Es entsteht bei Urodelen aus der Concrescenz zweier, dicht hinter dem Schultergürtel gelegenen Knorpelspangen, welche in die Inscriptiones tendineae eingesprengt sind. Damit verwachsen zwei vom untern Rand der Epicoracoide sich abschnürende Knorpellappen, so dass es also genetisch auf zwei Quellen zurückführbar ist (Götte).“ Im gleichen Abschnitt zieht er aber doch schon die „costale“ Herkunft des Sternum der Amphibien in Erwägung: „... entweder wir statuieren für diese Tierklasse eine ganz eigenartige Entstehung desselben unter der Form einer local auftretenden Verknorpelung einer Inscriptio tendinea (Götte), oder aber nehmen wir mit Gegenbaur und Ruge an, dass die Amphibienrippen in ihrer heutigen Form eine Rückbildung repräsentieren.“[1] Wenn er auch das Sternum als eine „knorpelige Bauchrippe“ (1890) betrachtet — ähnlich wie Götte (1877) — so lassen seine Ausführungen von 1892 doch erkennen, dass er für eine „costale“ Herkunft des Sternum eintritt: „Derartige Costae abdominales cartilagineae müssen, wie durch *Menobranchus* bewiesen wird, bei den Vorfahren der heutigen Urodelen in grösserer Zahl vorhanden gewesen sein, und wie ich dargetan habe, ist auch das „Omosternum“ der Raniden genetisch jenen Bildungen anzureihen. Insofern ist letzteres zusamt dem Sternum der Amphibien ebensowohl costaler Abstammung wie das Brustbein der Amnioten“. Ontogenetisch entsteht das Sternum nach Wiedersheim (1890/92) als paarige Bildung der „Linea alba“. Eine unpaare Anlage ist als ein abgeleitetes Verhalten zu betrachten (z. B. bei *Triton (Molge) alpestris* Laur.). Die Entwicklung der beiden Sternalstreifen setzt in ihrem am weitesten caudal gelegenen Abschnitt ein „und schreitet unter allmählichem Zusammenfluss derselben in der ventralen Mittellinie kopfwärts fort“ (1890). Besonders beim Axolotl fand er diesbezüglich sehr deutliche Verhältnisse. Gegenüber T. J. Parker (1890 *b*) und Howes (1891) weist er 1892 eine ontogenetische oder phylogenetische Zurückführung des Sternum auf die Pars coracoidea eindeutig ab und tritt für einen „costalen Mutterboden“ ein. Beim Axolotl vermutet er (in phylogenetischer Hinsicht) eine Mitwirkung des „M. pectoralis maior“ an der „lappigen Ausgestaltung des Sternums“. Die angeblich bei *Menobranchus (Necturus)* vorkommenden Verknorpelungen in der Gegend des Schultergürtels sind nach ihm möglicherweise eine phylogenetisch-primäre Form der Sternalanlage.

---

[1] Diese Rippen hätten ehemals eine „ungleich grössere, zu der Bildung eines Sternums ... tendierende Entwicklung“ besessen (Wiedersheim (1883)).

T. J. PARKER (1890 *a*, 1890 *b*) nimmt für die Urodelen ein Sternum doppelten Ursprungs an; zwei Knorpelstreifen sollen in den Inscriptiones tendineae des M. rectus entstehen (er bemerkt dazu: „? vestigial ribs"), und zwei Streifen von den hinteren Rändern der Partes coracoideae abgegliedert werden. „From these four elements the sternum is produced" (1890 *a*).

Nach HOWES (1891) wird wenigstens der Grossteil des Amphibiensternum vom Schultergürtel abgegliedert. „That the Amphibian sternum is for the most part, if not wholly, a derivative of the shoulder-girdle, there can no longer be a question..."

EISLER (1895) hält im Gegensatz zu GEGENBAUR (1865) zufolge seiner Beobachtungen an der „Schultermuskulatur mit ihrer Innervation" „das Prokorakoid der Urodelen und den Processus acromialis der Anuren für Homologa", gibt aber die Bezeichnung „Prokorakoid" bei den Urodelen nicht auf.

ANTHONY und VALLOIS (1914) sind zum gleichen Ergebnis gekommen: „... le procoracoïde est bien, en fait, représenté chez les Anoures par ce que l'on appelle l'acromion et que, par conséquent, la portion ventrale de la ceinture scapulaire de ces derniers a simplement la signification d'un coracoïde".

HANSON (1919) vertritt die Auffassung, dass der Sternalapparat sogenannter primitiver Tetrapoden und, wie der Autor ausdrücklich bemerkt, offenbar auch bei *Siredon*, in Kontinuität mit der Pars coracoidea angelegt werde.

NAUCK (1929) beanstandet, dass — „sofern man eben mit FUCHS die Zustände bei Säugern zum Ausgangspunkt für die Betrachtung nimmt" — ANTHONY und VALLOIS (1914) „die Nomenklatur GEGENBAUR's für den Urodelenschultergürtel annahmen, also das „Procoracoid" nicht in Processus acromialis umbenannten". NAUCK betrachtet also das „Procoracoid" (GEGENBAUR) der Urodelen als „Processus acromialis" und das „Coracoid" (GEGENBAUR) als „Coracoprocoracoid".

ENGLER (1929) stellt in seinen *Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterapparates der Urodelen* den Schultergürtel der Anuren jenem der Urodelen gegenüber und betrachtet „die Aglossa als Übergangsformen von den Urodelen zu den Anuren". Er bemerkt im weiteren: „Die paarige Anlage des *Xenopus*-Sternums kann uns kein Hindernis darstellen, da wir eine ähnliche Erscheinung in der Entwicklung des *Salamandra-maculosa*-Sternums gefunden haben." Trotzdem deutet er aber die Sternalanlage von *Salamandra maculosa* Laur. in allen Fällen als unpaar und vergleicht sie im wesentlichen mit der nach seiner Untersuchung ebenfalls unpaaren Sternalanlage von *Salamandra atra* Laur. Auch bei *Molge alpestris* Laur. findet er — wie WIEDERSHEIM (1890) — eine unpaare Anlage des Sternum. Letzteres ist nach ENGLER bei den erwähnten Urodelen eine „alleinige Bildung der Linea alba, also c o s t a l e n[1] Ursprungs. Die caudale, einheit-

[1] Von mir (STÄUBLE) hervorgehoben.

liche Platte verknorpelt zuerst, ihr folgen dann die dorsale und die ventrale Lamelle in der Verknorpelung nach." Von seinen Ausführungen über die „Membrana sterno-coracoidea" wird später im Zusammenhang mit eigenen Befunden berichtet.

Nach HOFFMAN (1930/36) sollen die sogenannten verknorpelten Myocommata bei *Necturus maculatus* Raf. und *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. (von denen GÖTTE (1877) und WIEDERSHEIM (1892) u. a. berichten) nicht existieren. Dagegen hat er bei frühen Entwicklungsstadien von *Necturus maculatus* Raf. in der „Linea alba" eine paarige Bildung gefunden, in der er ein „potentielles Sternum" sieht. Bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. (den er zur Familie der *Amphiumidae* rechnet), ist der Schultergürtel an der Ausbildung des Sternum beteiligt: „If the connective tissue in the medio-ventral region, between the masses of the musculus rectus, is considered as linea alba, the roofs of the sternal pouches of *Bombinator* and of *Cryptobranchus* develop in the same way. The median sternal plate originates in both as an unpaired chondrification of the linea alba, while the floors of the sternal pouches must be considered as zonal products (coracoids or epicoracoids) in *Bombinator* and *Alytes* (DE VILLIERS (1922)); in *Salamandra maculosa* (ENGLER (1929)); and in *Cryptobranchus alleghaniensis* (according to my own investigations)." Bezüglich *Salamandra maculosa* Laur. berichtet ENGLER (1929) indessen: „Die Ansicht von WIEDERSHEIM, dass das Sternum der Amphibien ein rein costales Gebilde sei, erlitt durch den Beweis der zonalen Abstammung der Blättchen des *Bombinator*-Sternums durch DE VILLIERS eine Einschränkung. Die Homologie zwischen dem *Bombinator*- und dem Urodelensternum wurde mit einem Schlag vernichtet." Von einem zonalen Teil des *Salamandra*-Sternum ist bei ENGLER keine Rede; in diesem Punkt ist er also von HOFFMAN missverstanden worden.

B. EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

a) **Über die Morphogenese des Brustschulterapparates von *Hynobius* Tschudi.**

1. *Hynobius peropus* Boul. (1882).

Zur allgemeinen Orientierung sei zuerst der Brustschulterapparat eines adulten *Hynobius peropus* Boul. von ventral wiedergegeben (Abb. 5).

Die Tatsache, dass im Schultergürtelantimer der Urodelen keine separaten Teile unterschieden werden können, sondern vielmehr lediglich Regionen, also Bezirke, welche kontinuierlich ineinander übergehen, soll im folgenden durch die Bezeichnung „Pars" zum

Ausdruck kommen; die dorsale Region des Gürtels wird daher jederseits als „Pars scapularis" bezeichnet; die laterale Partie des ventralen Abschnittes als „Pars procoracoidea"; die mediale, von jener durch die Incisura zonalis abgesetzt, als „Pars coracoidea".

Wenn auch, wie Nauck (1928/29/38) im Anschluss an Eisler (1895), und Anthony et Vallois (1914) gezeigt hat, eine weitgehende topographische Übereinstimmung zwischen dem Processus acromialis der Anuren und der Pars procoracoidea der Urodelen besteht, so sollte doch nicht die gleiche Benennung angewendet werden. Denn hier handelt es sich um eine Zone des kontinuierlichen, nicht in separate Teile gegliederten Schultergürtels, während dort lediglich ein Fortsatz oder eine Zone gemeint ist, welche mit einem separaten Teil des Gürtels, nämlich der Scapula, in Kontinuität steht.

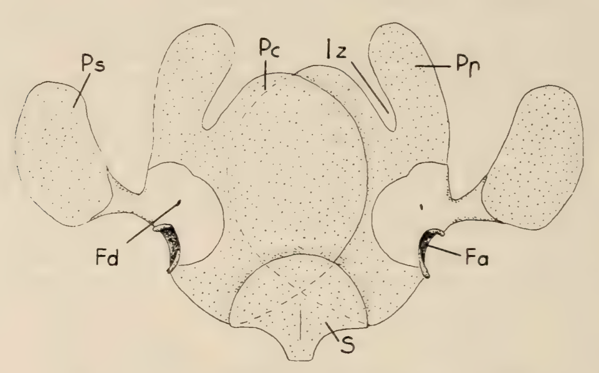


Abb. 5. — *Hynobius peropus* Boul., adult.
Brustschulterapparat von ventral. Die Pars scapularis ist nach ventral umgeklappt gedacht.
(Verzeichnis der Abkürzungen siehe p. 550.)

Stadium A, *a*: Totale Länge 22,2 mm; Schnittdicke 15 μ.

Der Gürtel besteht hier aus drei langen, schmalen Knorpelstreifen, die, von der Gegend des Schultergelenkes ausstrahlend, in kontinuierlichem Zusammenhang stehen. Die Partes coracoideae sind von der Mittellinie noch weit entfernt. Cranial greifen sie über die Partes procoracoideae hinaus. Der Schultergürtel zeigt einen kleinen caudalen Fortsatz hinter der Gelenkpfanne (ca. 50 μ).

Zwischen Pars coracoidea und Pars procoracoidea ist ein tiefer Einschnitt vorhanden, die sogenannte „Incisura coracoidea" (Fürbringer). Da es sich aber nicht um einen Einschnitt innerhalb der Pars coracoidea handelt, soll er im folgenden als „Incisura zonalis" bezeichnet werden. Links erkennt man in der Incisura zonalis, da wo Pars coracoidea und Pars procoracoidea zusammenstossen, den N. supracoracoideus. Ein Foramen diazonale ist also noch nicht vorhanden.

Die Längsachse der Pars procoracoidea verläuft ziemlich gerade von hinten nach vorn; die Flächen dieses Gürtelbezirkes sind annähernd parallel zur Medianebene orientiert. Die Verbindung zwischen den ventralen Regionen des Gürtels und der Pars scapularis ist ziemlich ausgedehnt. Sie erstreckt sich in caudocraniader Richtung auf etwa 120 μ. Die Pars scapularis zeigt eine relativ starke dorsocraniale Verbreiterung.

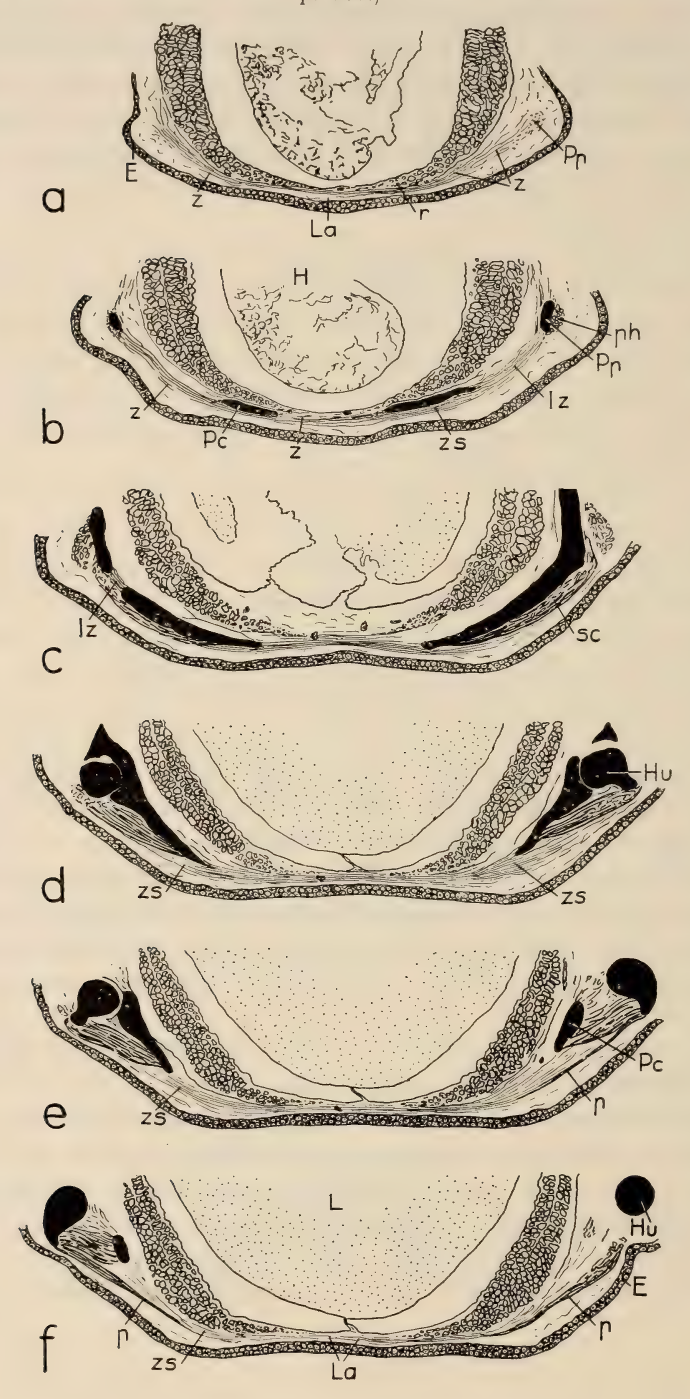
Den ventralen Gürtelregionen ist vorne eine membranartige Bildung angeschlossen. Sie ist cranial sehr fein; weiter caudal besteht sie aus einer der Rectus-Muskulatur ventral vorgelagerten Ansammlung grosser Kerne und Fibrillen ohne einheitliche Orientierung, noch weiter hinten sieht man einen deutlich transversalen Verlauf der Fibrillen. Anschliessend folgen die cranialen Enden der Partes coracoideae und weiter caudal jene der Partes procoracoideae. Die gleiche membranöse Bildung findet sich am Rande der Pars scapularis. Ich möchte sie in ihrem ganzen Umfang Membrana zonalis nennen, da sich der Schultergürtel weitgehend „auf ihre Kosten" ausbildet. Der zwischen der Pars coracoidea und der Pars procoracoidea bleibende Teil dieser Membran ist von Gegenbaur (1865) als „Membrana obturatoria" bezeichnet worden. Da aber kein Foramen obturatorium vorliegt, ist diese Bezeichnung ungeeignet. Auch der Ausdruck „Membrana coracoidea" (Engler (1929)) erscheint nicht angezeigt.

Ein schwacher M. pectoralis ist bereits vorhanden. Vom Sternum ist noch nichts zu sehen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 660 μ. Die Partes procoracoideae reichen ca. 120 μ weniger weit nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum vorderen Ende der Pars coracoidea beträgt ca. 225 μ.

Zusammenfassung: Alle Gürtelregionen sind unterscheidbar; sie stehen in der Gegend des Schultergelenkes in kon-

Abb. 6 *a—f*. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium B, *b*.
Schematische Querschnittzeichnungen: ventrale Region des Brustschulterapparates. Der Abstand zwischen den Schnitten beträgt: *a—b* 300 μ, *b—c* 450 μ, *c—d* 300 μ, *d—f* je 150 μ. (Verzeichnis der Abkürzungen siehe p. 550.)



tinuierlichem Zusammenhang. Die Membrana zonalis ist sehr ausgedehnt. Es sind noch keine Foramina im Gürtel zu finden. Eine Sternalanlage lässt sich noch nicht erkennen.

Stadium B, *b*: Totale Länge 29,4 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die flächenhafte Ausdehnung des Gürtels ist viel grösser geworden. Die Partes coracoideae und die Partes procoracoideae erstrecken sich im Gegensatz zu Stadium A ungefähr gleich weit nach vorn. Der Gürtel ist mehr als doppelt so lang wie bei Stadium A. Die Pars coracoidea ist relativ breiter geworden; trotzdem erreicht sie auch hier die Mittellinie noch nicht. Cranial ist der Abstand am geringsten, nach hinten nimmt er schrittweise zu. Die Incisura zonalis ist an ihrem Grunde verengert. Etwa 180 μ weiter hinten findet sich auf diesem Stadium das Foramen diazonale für den N. supracoracoideus. Die Verknorpelung hat sich also um den Nerv craniad ausgedehnt. Lateral von der genannten Öffnung lässt sich eine zweite feststellen. Sie ist von geringerer Grösse, aber auch auf weiteren Stadien konstant an dieser Stelle zu finden. Ihre Bedeutung erscheint noch fraglich. Sie kann als Foramen paradiazonale bezeichnet werden. Die Basis der Pars scapularis lässt an ihrem hinteren Rande eine beginnende perichondrale Verknöcherung erkennen. Besondere Aufmerksamkeit verdient die Membrana zonalis. Sie ist schon 500 μ vor dem cranialen Ende der an dieser Stelle vorknorpeligen Pars procoracoidea zu sehen und befindet sich hier innerhalb einer ausgedehnten Masse von lockerem fibrillärem Gewebe (Abb. 6 *a*). Etwas weiter caudal ist im Bereiche der Membrana zonalis eine mesenchymatöse Bildung vorhanden, worin das vordere Ende der Pars coracoidea erkannt wird (Taf. 4, Fig. 1 *a*). Die Membran ist jetzt auch in der Mittellinie — die Partes coracoideae verbindend — stärker ausgebildet (Abb. 6 *b*; Taf. 4, Fig. 1 *b*) [1]. Ausserdem zeigt sich auf diesem Stadium bereits eine weitere membranartige Bildung, welche der Pars coracoidea ventral eng anliegt (Abb. 7). Sie überlagert von unten pro parte den M. supracoracoideus, welcher ventral von der Pars coracoidea liegt, und geht deutlich in den ventralen Rand der Pars procoracoidea über (Abb. 6 *b*). In der Mittellinie geht diese Membran in die Membrana zonalis über. Caudal vom hinteren Ende der Pars cora-

[1] Taf. 4, Fig. 2 zeigt die Membrana zonalis in der Incisura zonalis.

coidea ist sie in mächtiger Ausdehnung dem medialen Randgebiet des M. rectus aufgelagert (Abb. 6 *e*). An der gleichen Stelle wird sich auf dem folgenden Stadium die erste Anlage des Sternum finden. Weiter hinten sind einzelne Fasern des M. pectoralis in engem Zusammenhang mit dieser Membran zu sehen (Abb. 6 *f*).

Es differenziert sich also ventral vom Gürtel eine Membran, die medial und vorn mit der Membrana zonalis in Verbindung steht. Sie zeigt sich auf späteren Stadien noch deutlicher. Bei ihrer Ausbildung spielt möglicherweise auch das Wachstum der ventralen Gürtelregionen eine gewisse Rolle. Um ihre Beziehung zur Membra-

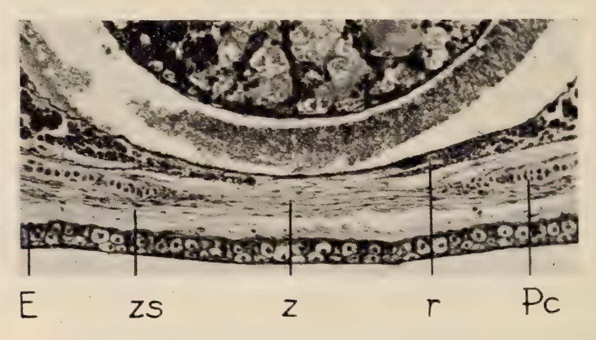


Abb. 7. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium B, *b*.
Partes coracoideae mit Membrana zonalis und Membrana zonosternalis.
(Reichert Pl.Ok. 5×, Reichert Obj. 10×).

na zonalis und zum ventralen Bezirk des Schultergürtels (Pars coracoidea und Pars procoracoidea), sowie zum Sternum anzudeuten, soll sie als Membrana zonosternalis bezeichnet werden. Sie ist nicht homolog der „Membrana sterno-coracoidea" Engler's (1929) (siehe darüber p. 496 *f*).

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der ventralen Gürtelregionen beträgt ca. 1500 μ. Das Foramen diazonale liegt ca. 180 μ hinter dem Grunde der Incisura zonalis.

Zusammenfassung: Ausser der Membrana zonalis ist jetzt eine neue Membran, die Membrana zonosternalis, aufgetreten. Jederseits sind im Gürtel zwei Öffnungen (Foramen diazonale und Foramen paradiazonale) vorhanden.

Stadium C, c: Totale Länge 36,8 mm; Schnittdicke 15 μ.

Es handelt sich um das wichtigste Stadium zum Verständnis der Ausbildung des Sternum. Die Differenzierung des Schultergürtels und des Sternum erfolgt im wesentlichen caudocraniad. Es ist deshalb angezeigt, die Schnitte hier in gleicher Richtung zu beschreiben.

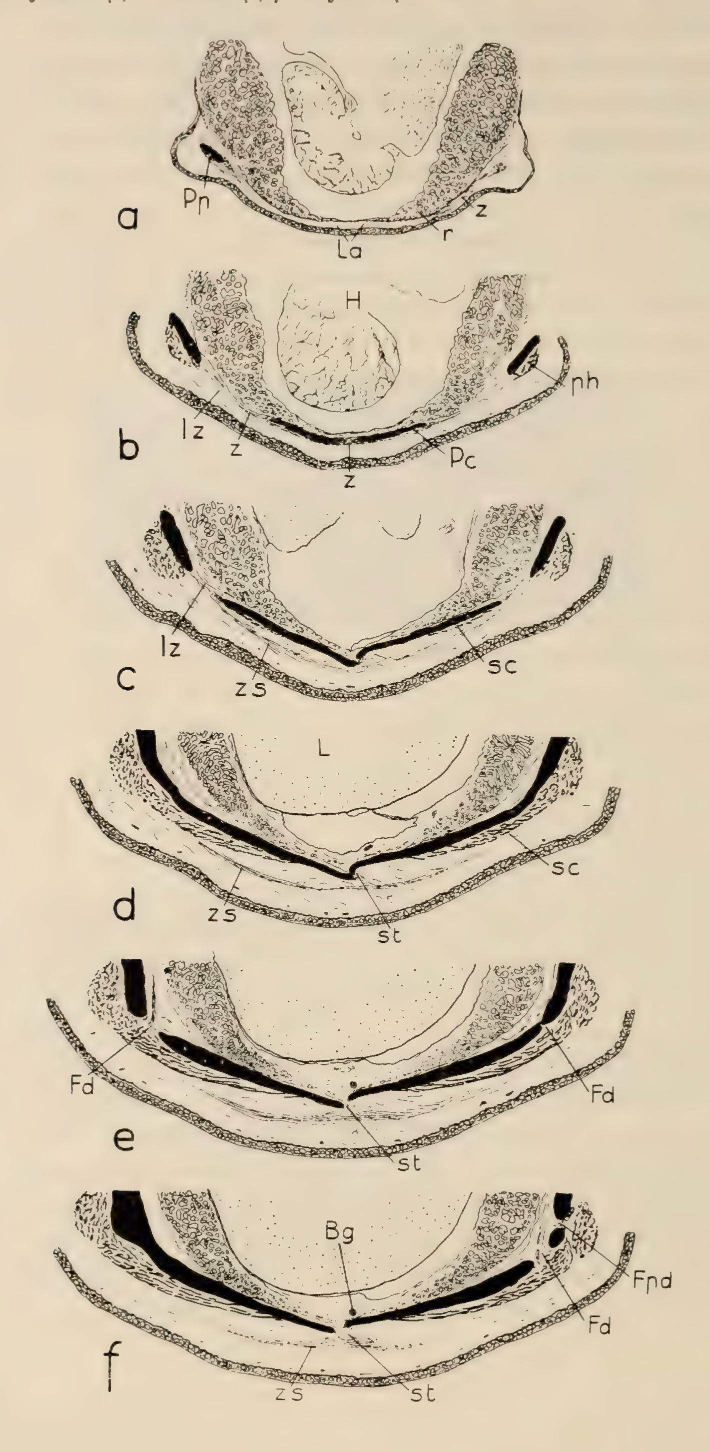
Hinter dem Brustschulterapparat befindet sich zwischen M. pectoralis und M. rectus ein blutgefässreiches, membranartiges Gewebe, das sich lateral in die Seitenrumpfmuskulatur verfolgen lässt. In craniader Richtung wird es zu einer kräftigen Membran. Es handelt sich um die Membrana zonosternalis. Noch weiter vorn zeigt sich ventral vom M. rectus eine Verdickung der Membran und eine Anreicherung an Kernen; schliesslich tritt hier Vorknorpel auf (Abb. 8 *s–p*). Diese vorknorpelige Bildung ist im Querschnitt elliptisch und liegt hinten dem M. rectus ventral eng an. Es handelt sich um die vorknorpeligen Sternalstreifen. Da, wo die Pars coracoidea weiter gegen die Mittellinie vorstösst — ihr caudales Ende reicht etwas weiter nach hinten als der Sternalstreifen — distanziert sich der laterale Teil des Sternalstreifens vom M. rectus (Abb. 8 *q*, 8 *p*). So entsteht ein Spaltraum zwischen dem M. rectus und dem Sternalstreifen, in den die Pars coracoidea hineinwächst (Abb. 9 B). Die maximale Differenzierung des Sternalstreifens liegt zwischen dem medialen Rand des M. pectoralis und dem ventralen Rand der Pars coracoidea. Da, wo jetzt die vorknorpeligen Sternalstreifen liegen, finden sich später die mediocaudalen Bezirke der Labia ventralia. (Bei einem Exemplar von *Salamandra maculosa* Laur. scheint Engler (1929) etwas Ähnliches festgestellt zu haben).

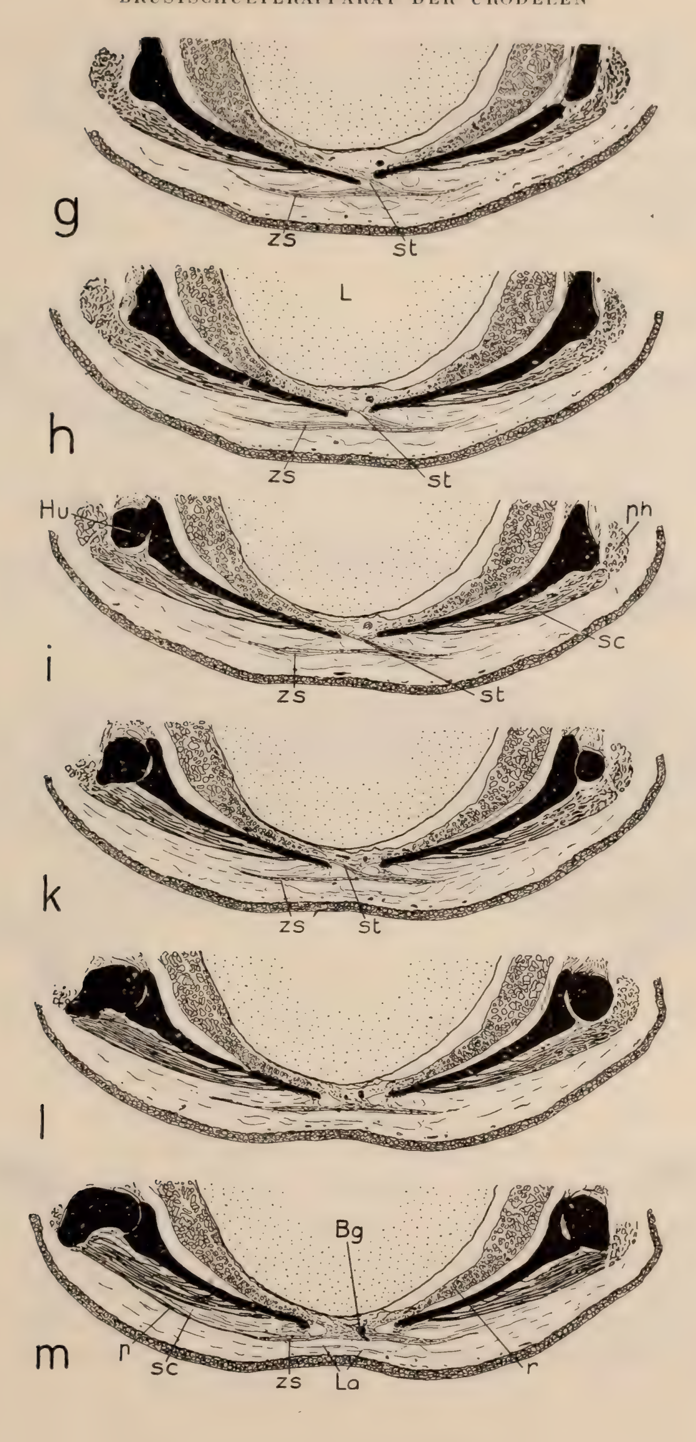
Es handelt sich bei den Sternalstreifen um ein Ansatzgebiet für den paarigen M. pectoralis. Erst wenn dieser Muskel eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, bildet sich die paarige Sternalanlage aus und zwar gerade dorsal von den medialen Rändern des M. pectoralis, so dass möglicherweise eine Betätigung des letzteren für die Ausbildung der Sternalstreifen eine gewisse Bedeutung besitzt.

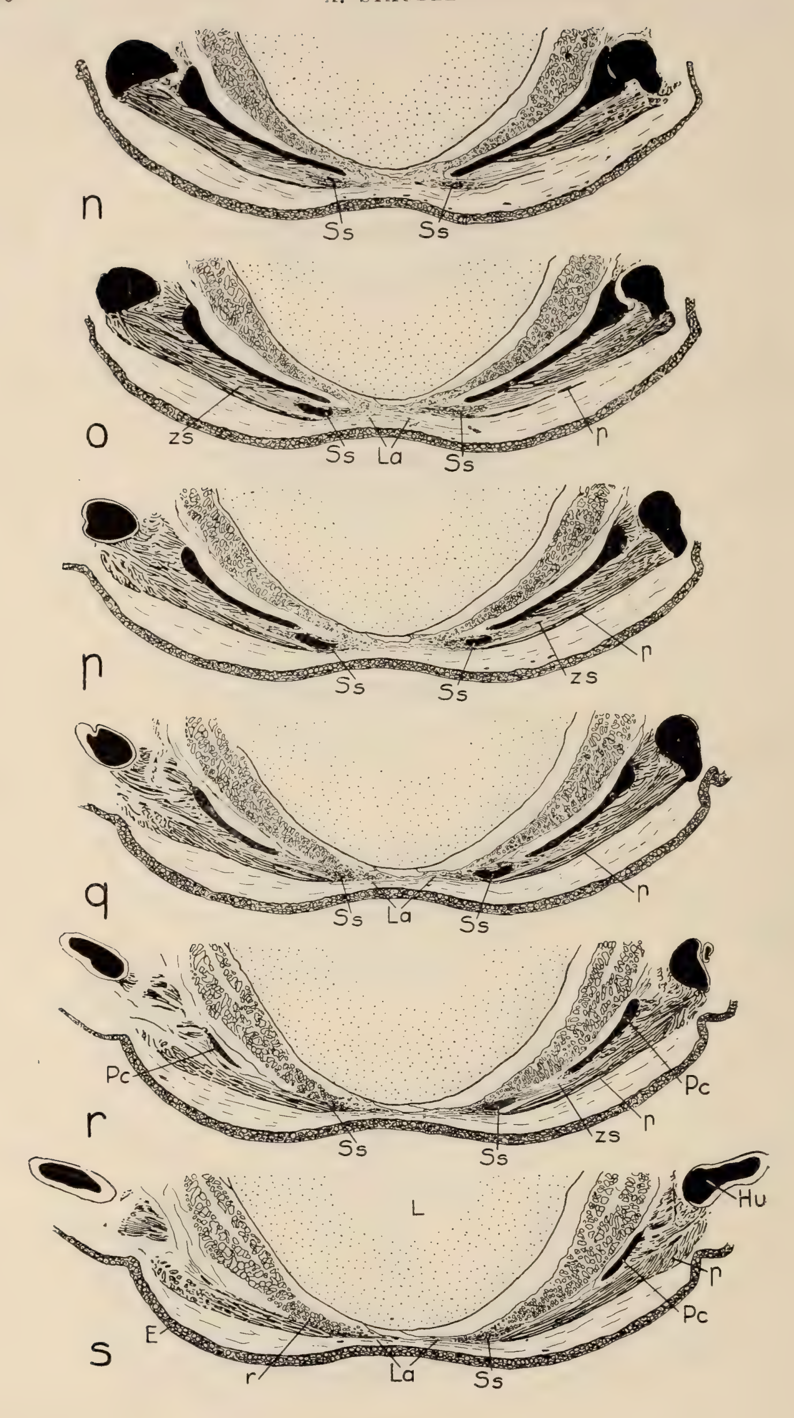
Weiter cranial nimmt der Vorknorpel der Sternalstreifen ab (Abb. 8 *o*, 8 *n*). Die Verbindung mit dem M. rectus ist noch schwächer geworden. Zwischen den Sternalstreifen und weiter vorne zwischen den medialen Rändern der Partes coracoideae findet sich fibrilläres Gewebe. An seiner Stelle sind auf späteren Stadien die

ABB. 8 *a—s.* — *Hynobius peropus* Boul., Stadium C, *c.*

Schematische Querschnittzeichnungen: ventrale Region des Brustschulterapparates. Der Abstand zwischen den Schnitten beträgt: *a—b* 540 μ, *b—d* je 360 μ, *d—e* 180 μ, *f—s* je 90 μ.




g
zs
st
L
h
zs
st
Hu
nh
sc
i
zs
st
k
zs
st
l
Bg
m
r
sc
zs
La
r



n
Ss
Ss
o
zs
Ss
La
Ss
r
p
Ss
Ss
zs
r
q
Ss
La
Ss
r
r
Pc
Ss
Ss
zs
r
Pc
s
L
Hu
r
Pc
E
r
La
Ss

Sternalstreifen zur knorpeligen Sternalplatte ausgewachsen. Ihre Form ist schon durch die Ausdehnung jenes Gewebes im Schnittbild angedeutet (Abb. 8 *n–l*, 9 A). Die Partes coracoideae reichen nahe an die Mittellinie. Laterale Einbuchtungen im Gewebe zwischen den medialen Rändern der Partes coracoideae geben bereits die Form der späteren Sulci coracoidei an. Sie lassen ver-

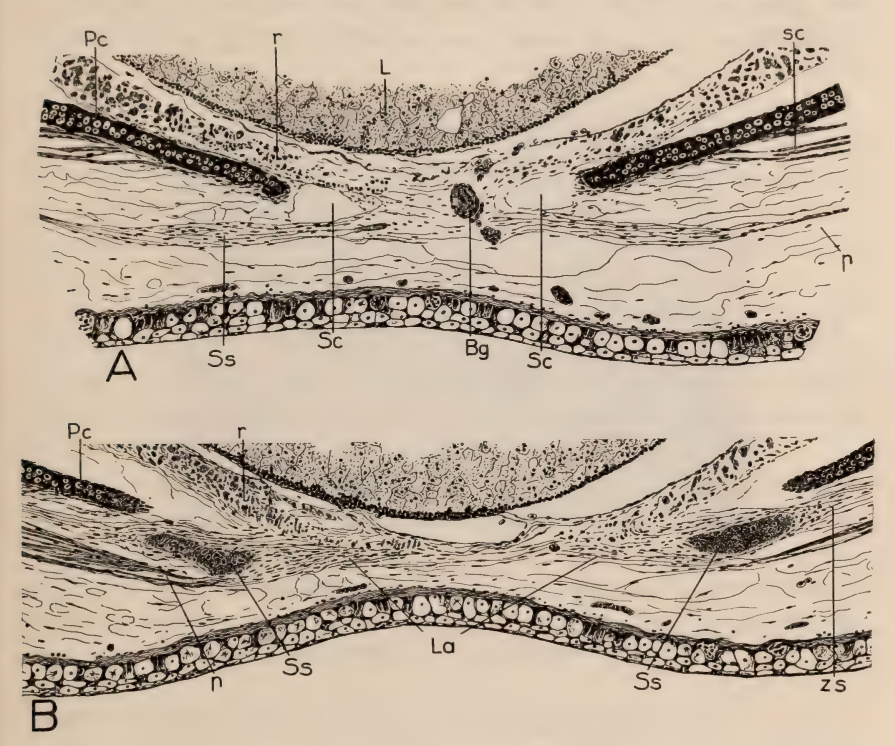


Abb. 9 A—B. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium C, *c*.
Querschnittzeichnungen von der Anlage der Sternalstreifen.
B ca. 330 μ hinter A.

muten, dass auf diesem Stadium während der Lokomotion die medialen Ränder der Partes coracoideae bis in die Tiefe der Einbuchtungen vorstossen. Infolge der weiteren Vertiefung dieser Rinnen kann hier auf breiter Ausdehnung ein dorsaler und ein ventraler Teil des Gewebes unterschieden werden, welche durch einen medialen Teil miteinander verbunden sind (Abb. 8 *m*, 8 *l*). Dieser mediale Teil nimmt nach vorn die Gestalt einer schiefen

Membran an. Sie verläuft auf Abbildung 8 *i–l* von rechts dorsal nach links ventral. Dorsaler und ventraler Teil stellen eine Vorbildung eines grossen Bezirkes der späteren Labien des Sternum dar, während an Stelle der erwähnten schiefen Membran pro parte jene Region des Sternum zur Ausbildung gelangen wird, welche vorn zwischen den Sulci coracoidei gelegen ist. Die vorderste Partie der Membran bleibt zeitlebens als solche erhalten. Ich bezeichne sie im folgenden als Membrana sternalis (Taf. 4, Fig. 3; Abb. 8 *k–g*).

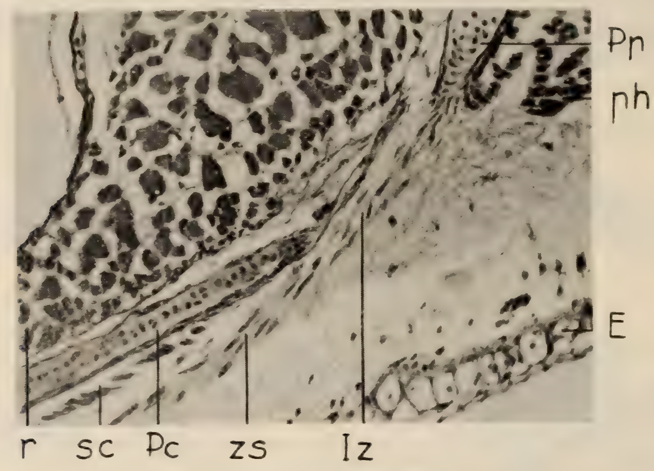


Abb. 10. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium C, *c*.
Incisura zonalis mit Membrana zonosternalis.
(Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Links im Schnittbild (Abb. 8) erkennt man, dass die Leber, sowie die Pars coracoidea sich etwas weiter ventrad ausdehnen als auf der rechten Seite. Die Korrelation zwischen der Orientierung der Membrana sternalis und der gegenseitigen Lage der Partes coracoideae lässt die Vermutung aufkommen, dass der Lagebeziehung der letzteren für die Orientierung der Membran ursächliche Bedeutung zukomme. Die Ossifikation an der Basis der Pars scapularis ist weiter gediehen als auf Stadium B. Abbildung 8 zeigt auf einer Reihe von Querschnitten die Membrana zonosternalis ventral vom Gürtel. Ihre laterale Ausdehnung nimmt craniad zu. Die Membrana sternalis wird nach vorne schwächer. Beim medialen Zusammentreffen der Partes coracoideae ist die rechte Knorpel-

platte etwas ventral vor die linke zu liegen gekommen. Diese Konstellation ist möglicherweise durch die Entwicklung der Leber bedingt. Die Reste der Membrana sternalis sind zwischen den beiden Gürtelteilen eingeklemmt (Abb. 8 *d*). In der Incisura zonalis geht die Membrana zonosternalis in die Ränder der Partes procoracoideae über (Abb. 8 *c*). Sie ist hier lockerer geworden und fibrilläres Gewebe füllt den Raum zwischen der ventralen Gürtelregion und der Membran aus. In der Incisura zonalis ist sie von der Membrana zonalis nicht mehr deutlich zu unterscheiden (Abb. 8 *c*, 8 *b*, 10). Die Partes coracoideae werden gegen ihr craniales Ende hin schmäler und sind hier miteinander durch die Membrana zonalis und perichondrales Gewebe verbunden. Teilweise scheint sogar eine Verschmelzung vorzuliegen. Die Partes procoracoideae reichen im Gegensatz zu den vorausgehenden Stadien viel weiter cranial als die Partes coracoideae (Abb. 8 *b*, 8 *a*).

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Pars coracoidea beträgt ca. 2000 μ; die Pars procoracoidea erstreckt sich ca. 500 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 450 μ. Die Sternalstreifen haben eine Länge von ca. 300 μ.

Zusammenfassung: Leichte Arcizonie. Das Sternum ist in Form von zwei vorknorpeligen, nach vorn konvergierenden Sternalstreifen angelegt worden. In ihrem Bezirk finden sich später die mediocaudalen Regionen der Labia ventralia. Die Differenzierung erfolgt in caudocraniader Richtung. Der Grossteil des Sternum ist vorgebildet durch Gewebe der „Linea alba".

Stadium D, *d*: Totale Länge 43,6 mm; Schnittdicke 15 μ.

Der Brustschulterapparat ist wesentlich weiter entwickelt als auf Stadium C. Die Arcizonie ist sehr ausgedehnt. Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Das Foramen paradiazonale (lateral vom Foramen diazonale) ist wieder vorhanden. Ein Blutgefäss tritt hindurch. Die Arcizonie ist bis zu den vorderen Enden der Partes coracoideae ausgebildet. Diese sind hier membranös miteinander verbunden. In der Incisura zonalis reicht die Membrana zonalis nicht mehr so weit nach vorn. Im caudalen Teile derselben scheint die Membrana zonosternalis mit der lateralen Kante der Pars coracoidea verwachsen zu sein. Das hauptsächliche Ansatzgebiet ist aber auch hier der mediale Rand

der Pars procoracoidea. Medial ist die Membrana zonosternalis zum Teil schwach sichtbar, da sie durch den M. supracoracoideus gegen das Integument gepresst wird. Mit dem medialen Rande der rechten Pars coracoidea scheint sie teilweise verwachsen zu sein. Die Membrana sternalis reicht nicht weit über das Sternum hinaus. In dem auf Stadium C erwähnten Bereich zwischen den Sternalstreifen ist jetzt eine im wesentlichen knorpelige Sternalplatte mit ventralen Labien zu sehen, welche zwischen dem M. supracoracoideus und dem M. pectoralis liegen. Die dorsalen Labien sind erst mesenchymatös vorgebildet. Innerhalb der entsprechenden Kernansammlung sind Fasern vom M. rectus zu sehen. Es entsteht so der Eindruck, als ob die dorsalen Labien den M. rectus in loco verdrängten. Die Sternalplatte ist breit und wird gegen vorne schmäler. In dieser Gegend ist sie noch vorknorpelig und geht weiter vorne schliesslich in die Membrana sternalis über. Am weitesten craniad reicht der ventrale Teil des Sternum, welcher in seiner vorderen Partie durch die Membrana sternalis mit der in diesem Gebiet noch schwachen vorknorpeligen dorsalen Partie des Sternum verbunden ist, weiter cranial aber nur noch mit dem Gewebe zwischen den Rändern des M. rectus. Dieses Stadium bestätigt, dass die Ausdehnung der Sternalstreifen hauptsächlich in craniader Richtung erfolgt.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3100 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 650 μ weiter nach vorn. Das Foramen diazonale ist ca. 750 μ vom Grunde der Incisura zonalis entfernt. Die Länge des Sternum beträgt ca. 950 μ.

Zusammenfassung: Ausgedehnte Arcizonie. Die paarig angelegten Sternalstreifen sind vorne miteinander verschmolzen, und die Verknorpelung hat sich weit nach vorn und mediad ausgedehnt. So ist im Gebiete der „Linea alba“ die knorpelige Hauptregion des Sternum zustande gekommen. Die Labia dorsalia sind noch mesenchymatös.

Stadium E, *e* 1: Totale Länge 43,0 mm; Schnittdicke 12 μ.

Der Brustschulterapparat ist grösser als auf Stadium D. Die Arcizonie ist noch stärker ausgebildet; die rechte Pars coracoidea liegt ventral von der linken. Gegen das craniale Ende liegen die Partes coracoideae von der Mittellinie etwas entfernt und sind wie

auf Stadium C durch die Membrana zonalis verbunden. Foramen diazonale und Foramen paradiazonale sind vorhanden. Die Verbindung zwischen der Pars scapularis und den ventralen Gürtelregionen ist nur noch in ihrer vorderen Region knorpelig (auf eine Strecke von ca. 20—40 μ). Im grossen Bereich der Übergangszone findet sich ziemlich starke perichondrale Ossifikation; das Knorpelgewebe ist hier weitgehend aufgelöst worden.

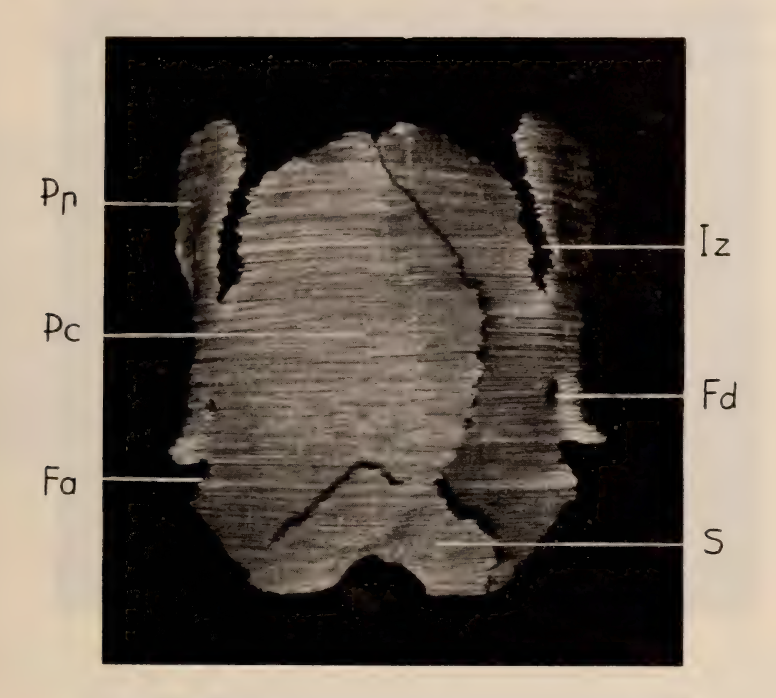


Abb. 11 *a*. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium E, *e* 2.
Wachsplattenmodell vom Brustschulterapparat von ventral.

Auch auf diesem Stadium ist eine Trennung der Membrana zonalis und der Membrana zonosternalis in der Gegend der Incisura zonalis nicht deutlich. Die Membrana sternalis ist in einigen Schnitten vor dem Sternum noch zu sehen, wird aber weiter vorn undeutlich. Das Sternum ist stärker ausgebildet als auf Stadium D. Die dorsalen Labien sind nun knorpelig geworden. Ihre Ausdehnung bleibt beträchtlich hinter derjenigen der ventralen Labien zurück. Die

medialen Ränder der Partes coracoideae berühren beiderseits die Sternalplatte und sind z. T. sekundär mit ihr verwachsen. Einen Querschnitt durch das Sternum zeigt Figur 4 auf Tafel 4. Auf diesem Stadium erstreckt sich die ventrale Partie des Sternum weiter nach vorn als die dorsale (*e* 1 und *e* 2).

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae

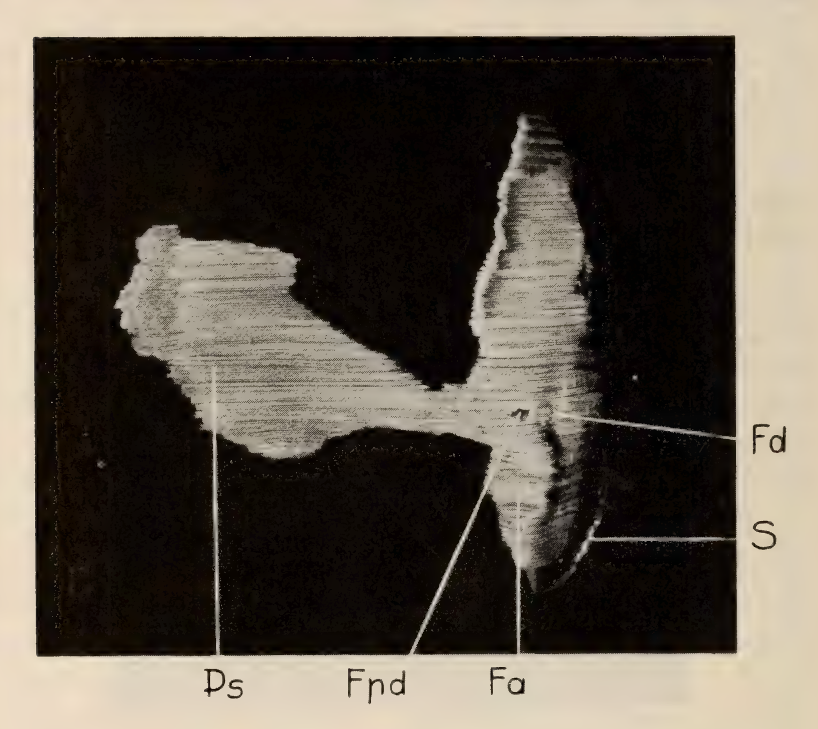


ABB. 11 *b.* — *Hynobius peropus* Boul., Stadium E, *e* 2. Wachsplattenmodell vom Brustschulterapparat von lateral.

beträgt ca. 3700 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 460 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 800 μ. Die Länge des Sternum beträgt ca. 1200 μ.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Starke Arcizonie. Das Sternum ist grösser geworden, und die Labia dorsalia sind nun verknorpelt.

Stadium E, *e* 2: Totale Länge 46,7 mm; Schnittdicke 20 μ.

Gürtel und Sternum sind kürzer als bei *e* 1. Der Abstand des Foramen diazonale vom Grunde der Incisura zonalis ist aber fast gleich wie bei *e* 1. Die Partes procoracoideae sind hier nur ca. 260 μ länger als die Partes coracoideae. Letztere reichen bei diesem Individuum weiter nach vorn als bei allen andern untersuchten Exemplaren.

Der Brustschulterapparat wurde in einem Wachsplattenmodell in 50-facher Vergrösserung dargestellt. Eine Abbildung von der Seite

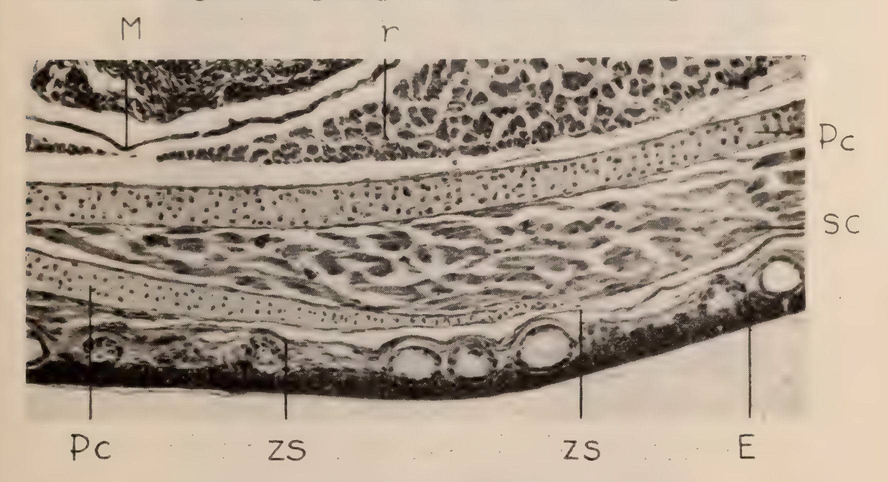


Abb. 12. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium E, *e* 2.
Partes coracoideae und Membrana zonosternalis (Arcizonie).
(Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Man beachte, dass hier zwischen der rechten Pars coracoidea und dem M. supracoracoideus der linken Pars coracoidea keine Membrana sternalis vorhanden ist. Die Membrana zonosternalis ist teilweise gegen das Integument gepresst.

und von ventral orientiert über die Formverhältnisse (Abb. 11 *a*, 11 *b*).

Die Arcizonie ist sehr stark ausgeprägt (Abb. 12). Die beiden Partes coracoideae überdecken sich zum grössten Teil. Die rechte Pars coracoidea liegt ventral von der linken. Die cranialen Enden des Gürtels zeigen keine Arcizonie mehr (gleich wie bei *e* 1), und sind durch die Membrana zonalis miteinander verbunden. Das Foramen diazonale und das Foramen paradiazonale sind vorhanden. Beide Öffnungen sind durch einen schmalen Knorpelstreifen voneinander

getrennt. Bei einem adulten *Hynobius peropus* Boul. konnte ich bloss eine Öffnung konstatieren; offenbar wurde der trennende Knorpelstreifen aufgelöst.

In der Übergangszone vom dorsalen und ventralen Gürtelbezirk ist der Knorpel auf eine kurze Strecke vollständig eingeschmolzen. Die perichondrale Ossifikation des Gürtels dürfte ungefähr die gleiche Flächenausdehnung zeigen wie bei *e* 1. Wo die Partes coracoideae vorne noch übereinander geschoben sind, lässt sich eine

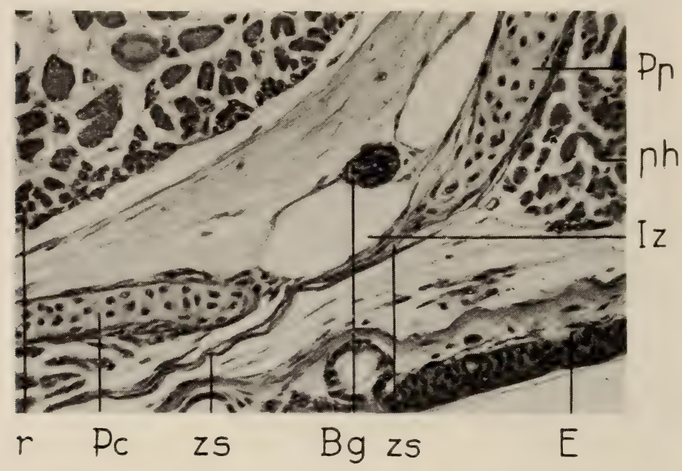


Abb. 13. — *Hynobius peropus* Boul., Stadium E, *e* 2.
Incisura zonalis und Membrana zonosternalis.
(Leitz Peripl.Ok. 12×, Reichert Obj. 10×).

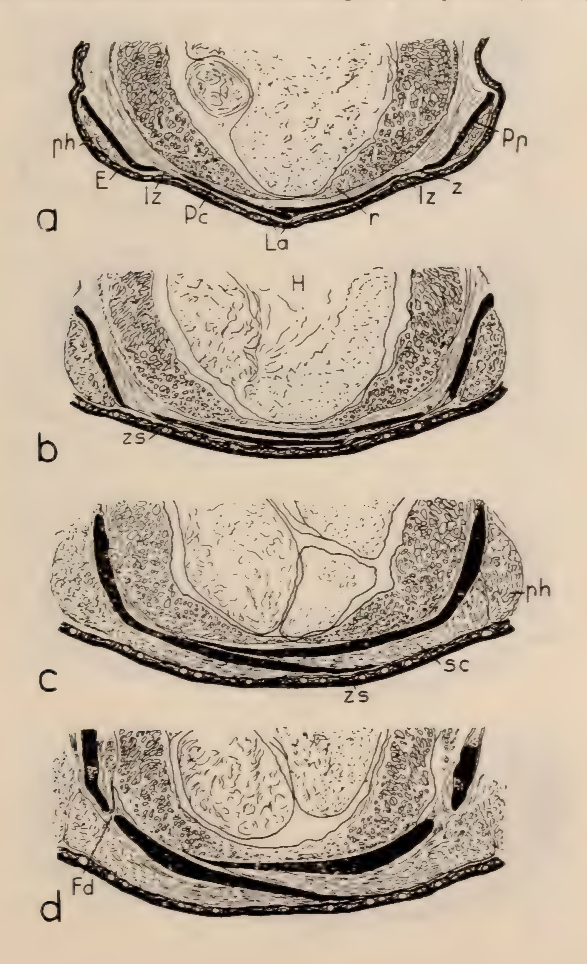
enge Verbindung ihrer Ränder durch eine Membran feststellen. Diese „trennende Membran" ist durch eine Reihe von Schnitten zu verfolgen. In der Gegend hinter der Incisura zonalis sind jedoch zwischen den überschobenen Partes coracoideae nur noch einzelne Bindegewebsfibrillen vorhanden. Die linke Pars coracoidea zeigt an ihrem Innenrand eine membranöse Bildung, die zur Pars procoracoidea der anderen Seite führt. Ventral vom M. procoracohumeralis liegt eine schwache Membran, die am Rande der Pars procoracoidea befestigt ist; offenbar wurde sie aus dem Gewebe gebildet, das auf früheren Stadien ventral von dem genannten Muskel lag. Diese Bildung tritt mit der Membrana zonosternalis in Verbindung. In der Incisura zonalis ist von der Membrana zonalis höchstens ein undeutlicher Rest übrig geblieben (Abb. 13).

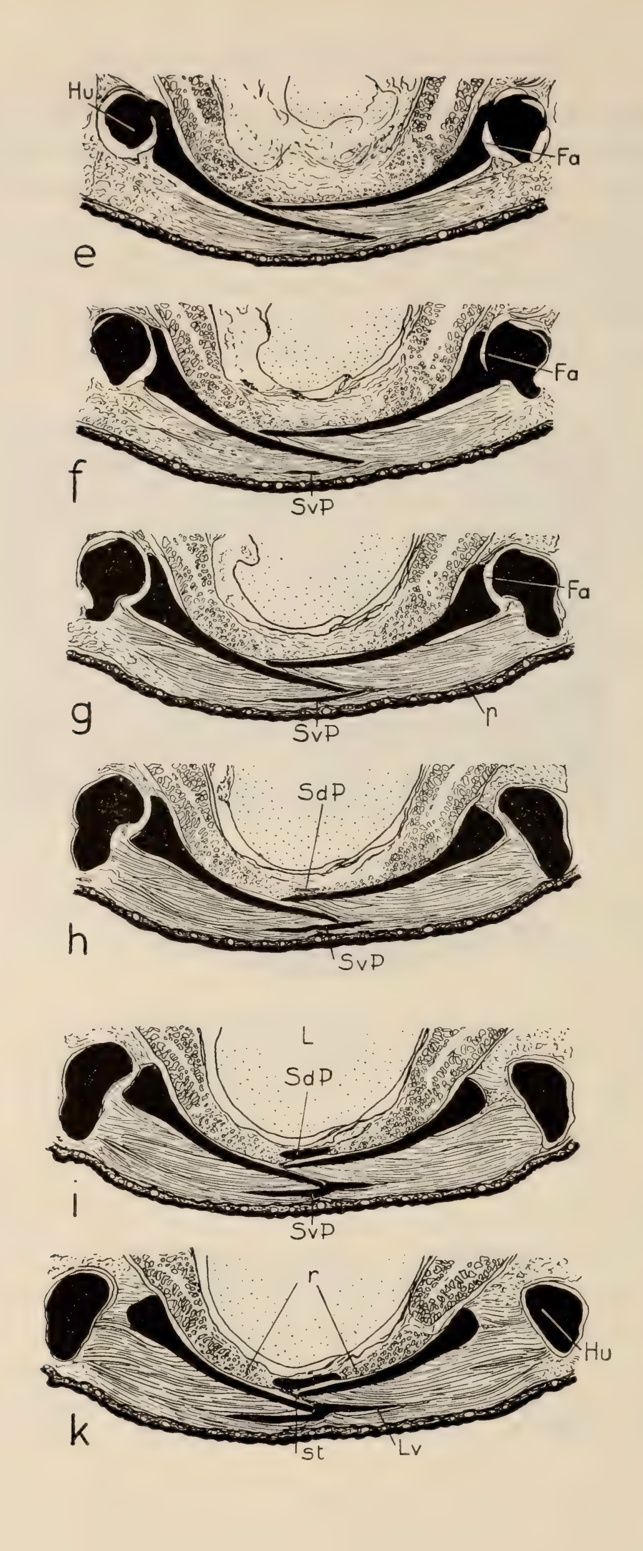
Wie bei *e* 1 ist die Membrana zonosternalis nicht immer leicht zu sehen, da sie durch die Muskulatur gegen das Integument gepresst wird (Abb. 12). Über die wichtigsten Verhältnisse des Gürtels orientiert im weiteren Abbildung 14.

Das Sternum ist etwas kürzer als bei *e* 1. Seine Formverhältnisse sind aus den Abbildungen 11 *a* und 14 ersichtlich.

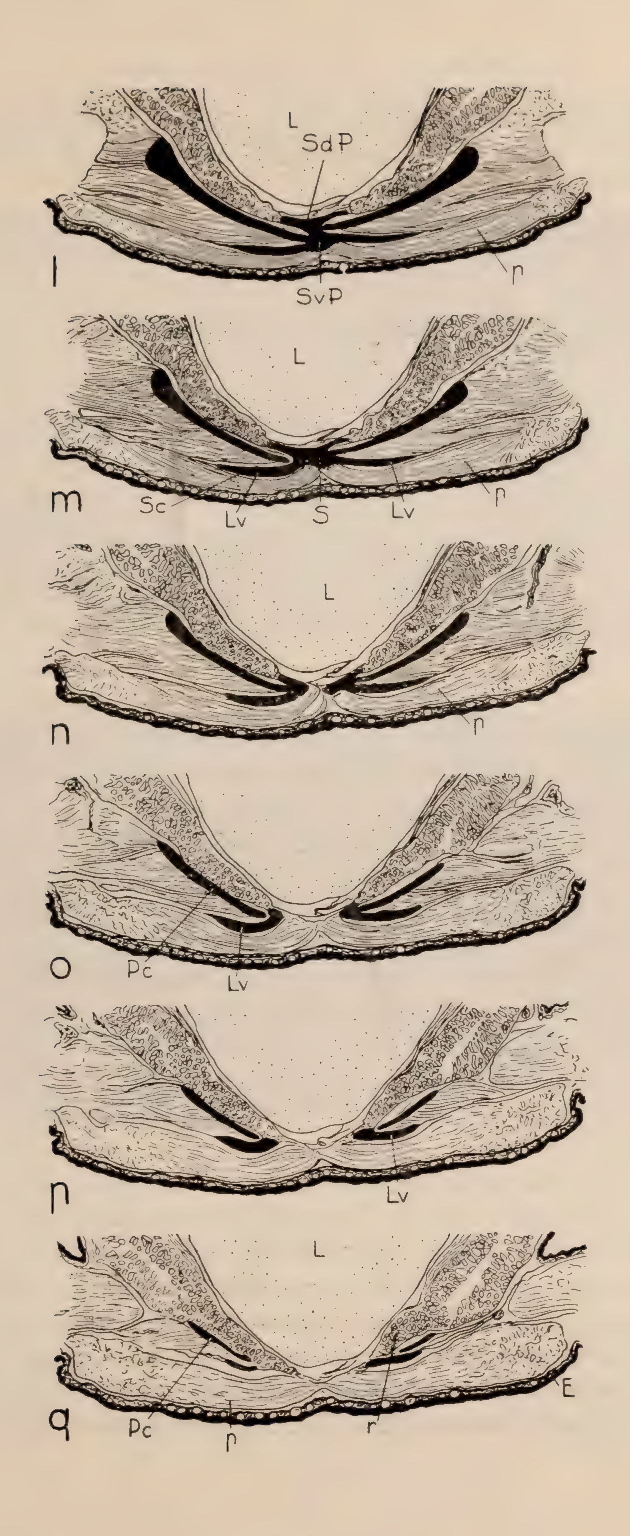
Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3850 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich

Abb. 14 *a—q*. — ***Hynobius peropus*** Boul., Stadium E, *e* 2.
Schematische Querschnittzeichnungen: ventrale Region des Brustschulterapparates.
Der Abstand zwischen den Schnitten beträgt: *a—e* je 600 μ. *e—q* je 100 μ.





Hu
Fa
e
Fa
f
SvP
Fa
g
SvP
r
SdP
h
SvP
L
SdP
i
SvP
r
Hu
k
st
Lv


L
SdP
SvP
r
l
L
m
Sc
Lv
S
Lv
r
L
n
r
o
Pc
Lv
p
Lv
L
q
Pc
r
r
E

ca. 260 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 800 μ. Die Länge des Sternum beträgt ca. 1050 μ.

Zusammenfassung: Arcizonie maximal. Das Sternum ist jenem von *e* 1 sehr ähnlich.

2. *Hynobius naevius* (Schleg.) (1838).

Stadium E, *e*: Totale Länge 42,0 mm; Schnittdicke 15 μ.

Dieses einzige von *Hynobius naevius* (Schleg.) geschnittene Exemplar entspricht ungefähr Stadium E von *Hynobius peropus* Boul. Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Die cranialen Enden der Partes coracoideae weisen keine Arcizonie mehr auf. Foramen diazonale und Foramen paradiazonale sind wieder vorhanden. Im Übergangsgebiet zwischen Pars scapularis und ventraler Gürtelregion ist auf der einen Seite der Knorpel teilweise aufgelöst; auf der anderen Seite ist der gleiche Prozess vorbereitet. Die perichondrale Ossifikation ist ähnlich wie bei Stadium D oder E von *Hynobius peropus* Boul..

Merkwürdigerweise findet sich hier beiderseits eine Fensterbildung im ventralen Bereich des Schultergürtels. Das Fenster ist offenbar dadurch zustande gekommen, dass zwischen Pars procoracoidea und Pars coracoidea in der Incisura zonalis eine quere Knorpelbrücke ausgebildet wurde. Die Incisura zonalis ist hier also teilweise in der Fensterbildung aufgegangen. Die Öffnungen sind sehr ungleich. (Das linke Fenster hat eine caudocraniale Ausdehnung von ca. 400 μ, das rechte von ca. 75 μ).

Der M. supracoracoideus ist beiderseits auffallend schwach entwickelt; (dieser Gegensatz zu *Hynobius peropus* Boul. lässt sich auch an erwachsenen Exemplaren der beiden Arten feststellen). Mit diesem Verhalten hängt es vielleicht zusammen, dass zwischen den Partes coracoideae im Bereiche der Arcizonie reicheres Bindegewebsmaterial vorhanden ist, als bei den untersuchten Stadien von *Hynobius peropus* Boul.. Zwischen den überschobenen cranialen Enden der Partes coracoideae ist eine starke „trennende Membran“ vorhanden. Sie ist die caudale Fortsetzung der weiter vorne die nicht überschobenen Partes coracoideae verbindenden Gewebemasse (Membrana zonalis, Gewebe der „Linea alba“ und Perichondrium der Partes coracoideae) (Abb. 15). Die Membrana zonosternalis

reicht vorn über die erwähnte Knorpelbrücke zwischen Pars coracoidea und Pars procoracoidea hinaus.

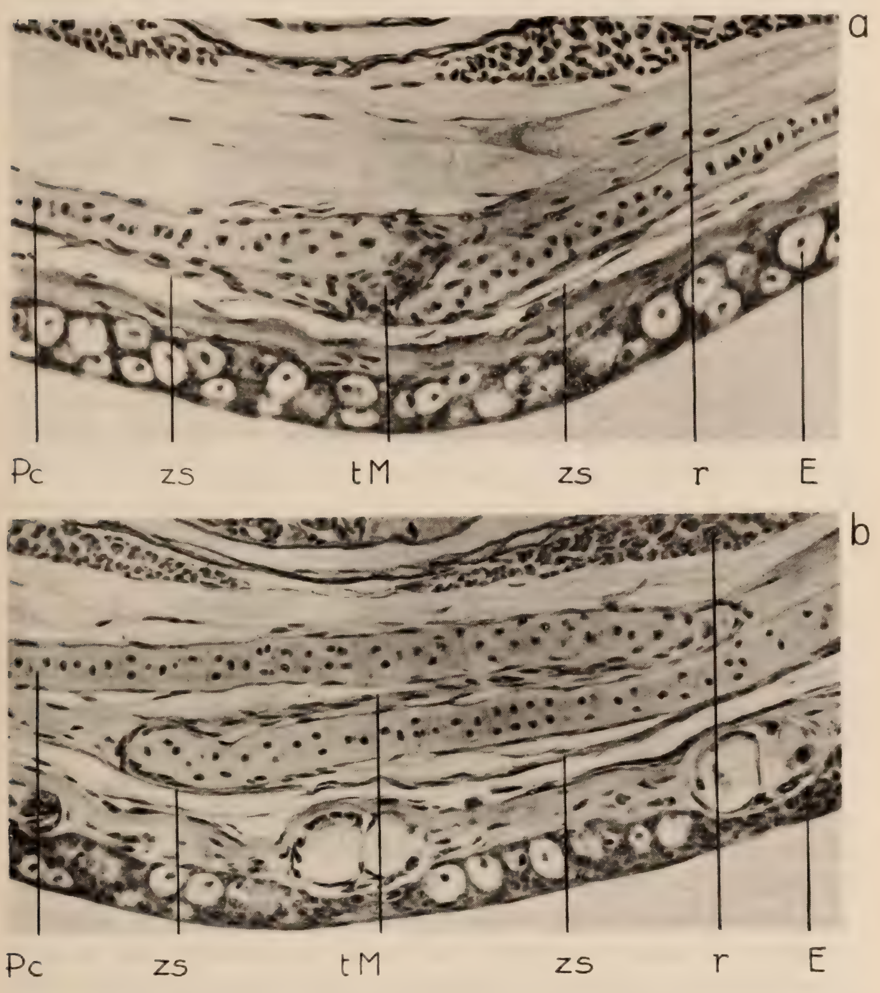


Abb. 15 *a*—*b*. — *Hynobius naevius* (Schleg.), Stadium E, *e*. „Trennende Membran" in der cranialen Gürtelregion und Membrana zonosternalis. *b* ca. 300 μ hinter *a*. (Leitz Peripl. Ok. 8 ×, Reichert Obj. 16×).

Das Sternum weist im Gegensatz zu *Hynobius peropus* Boul. keine medioventrale Wölbung auf. Es steht dies vielleicht in ursächlichem Zusammenhang mit der geringeren Mächtigkeit des

M. pectoralis. Ausserdem reicht hier nicht die ventrale Partie des Sternum wie bei *Hynobius peropus* Boul., sondern die dorsale, weiter nach vorn. Die ventralen Labien laufen auch hier caudal in paarige Fortsätze aus. Knorpelige dorsale Labien sind schon vorhanden.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3500 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 240 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 810 μ. Die Länge des Sternum beträgt ca. 900 μ.

Zusammenfassung: Im ventralen Gürtelbereich ist beiderseits eine Fensterbildung vorhanden. Die dorsale Partie des Sternum reicht weiter nach vorn als die ventrale (im Gegensatz zu *Hynobius peropus* Boul.).

b) Über die Membranen des Brustschulterapparates und ihre Beziehungen zum Sternum bei *Hynobius* Tschudi.

Die Membranen des Brustschulterapparates der Urodelen sind vielfach Gegenstand der Diskussion geworden, ohne dass diese in ihrer Topographie ziemlich komplizierten Gebilde eine genauere Untersuchung und Darstellung erfahren hätten. Ich habe der Bildung der Membranen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, zumal namentlich bei *Hynobius peropus* Boul. relativ klare Verhältnisse vorliegen.

Die cranial vor dem Gürtel liegende Partie der Membrana zonalis geht, wie auf Stadium B und C besonders hervorgehoben wurde, in die Ränder der Pars coracoidea und Pars procoracoidea über (Abb. 6, 7; Taf. 4, Fig. 1). Sie dehnt sich seitlich auch in die Gegend der Pars scapularis aus, wo sie sich in deren vorderes Randgebiet fortsetzt. Ventral verbindet sie in breiter Ausdehnung die beiden Gürtelhälften. Wie mitgeteilt wurde, dehnt sich der Gürtel im Laufe der Entwicklung (Stadium A, B, C) „auf Kosten" der Membrana zonalis immer weiter aus. Im vorderen Gebiete des Gürtels bleibt die Membrana zonalis lange erhalten; sie verbindet hier die medialen Ränder der Partes coracoideae. Gewebe der „Linea alba" bildet später in diesem Bereich die „trennende Membran" zwischen den Partes coracoideae; da sich aber dieses Gewebe hier kontinuierlich in die Membrana zonalis und die Membrana zonosternalis

fortsetzt, sind auch noch mit ihr in Verbindung stehende Partien der Membrana zonalis, der Membrana zonosternalis und Perichondrium der Partes coracoideae an der Bildung der „trennenden Membran“ beteiligt. Sie ist bei *Hynobius naevius* (Schleg.) besonders deutlich zu sehen (Abb. 15).

Schon auf Stadium B findet sich ventral vom Gürtel eine weitere Membran, die als Membrana zonosternalis bezeichnet wurde. Ihre flächenhafte Differenzierung erfolgt parallel mit dem Flächenwachstum des Gürtels. Am medialen Rande der Pars procoracoidea geht sie in das Perichondrium dieses Gürtelbezirkes über (Abb. 10, 13). In der Incisura zonalis ist auf Stadium E von *Hynobius peropus* Boul. die Membrana zonosternalis deutlich zu sehen, die Membrana zonalis dagegen nicht mehr. Möglicherweise ist sie pro parte in der Membrana zonosternalis aufgegangen. Es scheint, dass sich die Membrana zonosternalis, wie auch die Membrana zonalis hinten in den Fascien des M. rectus und der Seitenrumpfmuskulatur verlieren. Die Membrana zonosternalis ist am hinteren Ende des Gürtels schon zu sehen, bevor die Sternalstreifen auftreten, und später erscheint sie als eine laterale und besonders craniale Fortsetzung des Sternum (Stadium D usw.). Die Ausbildung der dorsalen Labien des Sternum steht anscheinend direkt mit den Fascien des paarigen M. rectus sowie seiner medialen Ränder in Zusammenhang, die der ventralen Labien dagegen sicher mit der Membrana zonosternalis. Die Sternalplatte wird „auf Kosten“ der einheitlichen medialen Bindegewebsmasse der „Linea alba“ ausgebildet, von der sich die Membrana zonosternalis medial nicht unterscheiden lässt (Abb. 9). Auch die Sehne des M. pectoralis entspringt in der „Linea alba“. Die Sternalstreifen werden in der medialen Gegend der späteren Labia ventralia angelegt. Sie konvergieren craniad. Bei weiterer Ausbildung in craniader Richtung ergibt sich daraus ihre allmähliche Verbindung. Ausserdem findet, besonders im caudalen Teil der Sternalanlage, ein Wachstum gegen die Mittellinie statt, d. h. die Verknorpelung greift auf die medial gelegene bindegewebige Masse über, wodurch die Sternalplatte entsteht. Die Verknorpelung der paarigen Sternalstreifen beginnt ungefähr dort, wo die Fascien des M. rectus, die Membrana zonosternalis und die Ursprungssehne des M. pectoralis zusammentreffen (Abb. 8 *s*–*o*). Der mediocaudale Fortsatz des Sternum beim erwachsenen *Hynobius peropus* Boul. dürfte seine Entstehung weitgehend der Ursprungs-

sehne des M. pectoralis verdanken. Von der Sternalplatte aus entstehen nachträglich die dorsalen Labien unter Zurückdrängung der medialen Ränder des M. rectus. Durch die Verbindung der Labia dorsalia mit dem M. rectus und dessen Fascien wird das Sternum weitgehend fixiert. Der M. pectoralis gewinnt so einen festen Ursprung. Die Sulci coracoidei bilden für die Partes coracoideae eine Führung und gleichzeitig eine mediale Sperrvorrichtung. Die Sternalplatte wird cranial, entsprechend der Form der Partes coracoideae schmäler und läuft schliesslich in der Membrana sternalis aus, durch welche eine Verbindung zwischen ventraler und dorsaler Partie der vorderen Region des Sternum zustande kommt. Cranial reicht die Membrana sternalis etwas über das Sternum hinaus (Abb. 8 *e–i*, 17).

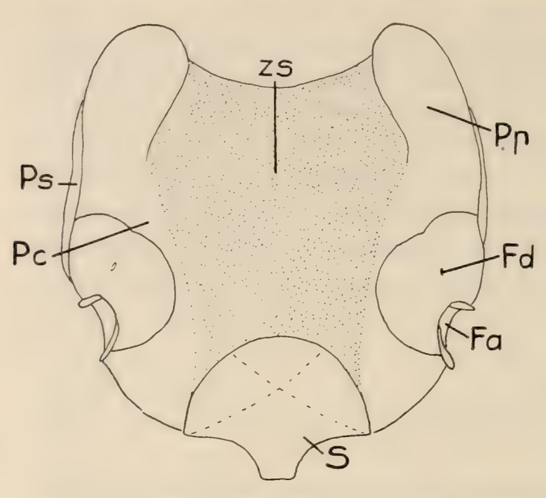


Abb. 16. — *Hynobius peropus* Boul.

Brustschulterapparat mit Membrana zonosternalis; sie überdeckt eine grosse Region der Partes coracoideae samt Muskulatur der letzteren.

Abbildung 16 zeigt die Membrana zonosternalis und das Sternum bei einem erwachsenen *Hynobius peropus* Boul. von ventral. In Abbildung 17 werden die Membranverhältnisse durch einen schematischen Längsschnitt veranschaulicht.

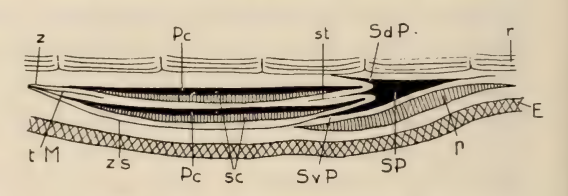


Abb. 17. — *Hynobius peropus* Boul.

Schematischer Längsschnitt durch den Brustschulterapparat, etwas seitlich von der Medianebene.

In der Literatur über den Brustschulterapparat begegnet man öfters der „Membrana sterno-coracoidea", wie Engler (1929) sie bei *Salamandra atra* Laur. festgestellt hat. Nach Engler verbindet

diese Membran hier die übereinander geschobenen Partes coracoideae. Sie soll ihre Bildung dem mechanischen Einfluss der medialen Ränder dieser Knorpelplatten verdanken, die bei der gegenseitigen Überschiebung die Gewebemasse der „Linea alba" von links und rechts zusammenschieben und zu einer Membran ausziehen. Dann erst soll die „Membrana sterno-coracoidea" sekundär mit den Partes coracoideae verbunden werden. Indessen wird auch bei der von ENGLER (1929) wiedergegebenen Abbildung des Schultergürtels von *Proteus* nach PARKER (1868, Taf. III, Fig. 1) die zwischen den Partes coracoideae dargestellte Membran durch ENGLER „Membrana sterno-coracoidea" genannt, obwohl die Partes coracoideae durchaus nicht übereinander geschoben sind. (Möglicherweise handelt es sich um die Membrana zonosternalis).

Es liegt nahe, die „Membrana sterno-coracoidea" ENGLER's (1929) mit der Membrana sternalis und der „trennenden Membran" zwischen den Partes coracoideae von *Hynobius peropus* Boul. zusammen zu homologisieren. Die Membrana sternalis ist eine Differenzierung des Gewebes der „Linea alba" in der Gegend des Sternum. Sie ist aber nicht mit den medialen Rändern der Partes coracoideae verwachsen, ferner reicht sie bei *Hynobius peropus* Boul. nicht weit nach vorn über das Sternum hinaus (Abb. 8, 12). Bei einem erwachsenen *Hynobius peropus* Boul. erstreckt sie sich anscheinend als sehr feine Membran zwischen den überschobenen Partes coracoideae weiter nach vorn. Sie scheint sich hier direkt in die „trennende Membran" des vorderen Gürtelbereiches fortzusetzen.

GÖTTE (1877) hat bei *Salamandra maculosa* Laur. zwischen den weit auseinander liegenden Partes coracoideae eine verbindende Membran festgestellt. Bei der späteren Überschiebung der Partes coracoideae wird die an ihren Rändern (und an der Sternalanlage) befestigte Membran umgeschlagen. So entstehe eine Art Tasche für die Partes coracoideae. Aus der etwas unklaren Darstellung von GÖTTE erhalte ich den Eindruck, dass er wahrscheinlich annimmt, die Verknorpelung der weiter hinten liegenden Sternalplatte greife nach vorn auf die umgeschlagene Membran über. Auf diese Weise soll die nach GÖTTE (1877) zum Schultergürtel gehörige Membran einen Teil des Sternum liefern. Der schief stehende Teil der Membran in der vorderen Region des Sternum kann als Membrana sternalis aufgefasst werden. Sie entsteht also nach GÖTTE

bei *Salamandra maculosa* Laur. durch „Umschlag" einer Membran im Bereich der „Linea alba". Bei *Hynobius peropus* Boul. entsteht die Membrana sternalis nicht durch Umschlag in der „Linea alba".

Die oben erwähnte ENGLER'sche Erklärung für die Bildung dieser Membran wird auch für mein Material den wahren Verhältnissen eher gerecht als jene von GÖTTE. Die gleiche Gewebemasse der „Linea alba", die im hinteren Teile des Gürtels zur Sternalplatte verknorpelt, wird weiter vorne bei der gegenseitigen Überlagerung der Partes coracoideae zusammengeschoben und schliesslich zum Teil zu einer schief orientierten Membran umgebildet. Sie wird nach ENGLER (1929) bei *Salamandra atra* Laur. sekundär mit den überschobenen Rändern der Partes coracoideae verbunden, was nach den mir vorliegenden Entwicklungsstadien von *Hynobius peropus* Boul. nicht gesagt werden kann.

Wenn sich nach GÖTTE (1877) bei *Salamandra maculosa* Laur. an die mediale Sternalanlage (die er als cranial verbundene Knorpelstreifen sah) „Knorpelteile der Membran anschliessen und so die festen Falze für die Epicoracoidea herstellen", so ist darauf hinzuweisen, dass bei *Hynobius peropus* Boul. die Beziehung der Membrana zonosternalis zur Sternalanlage teilweise eine andere ist, aber die Labia ventralia entstehen immerhin hauptsächlich „auf Kosten" der Membrana zonosternalis.

c) Über die Morphogenese des Brustschulterapparates von *Siredon mexicanum* Shaw (1798).

Abbildung 18 zeigt den Brustschulterapparat von *Siredon mexicanum* Shaw (Wasserform).

Stadium A[1], *a* 2: Totale Länge 25,5 mm; Schnittdicke 12 μ.

Die durch die Membrana zonalis verbundenen Partes coracoideae sind noch weit von der Mittellinie entfernt. Im hinteren Teile des

[1] Bei einem Thyroxin-Tier (Stadium C-D), das als Th *a* 1 bezeichnet wurde (totale Länge 20,3 mm), ist die Entwicklung des Gürtels ungefähr soweit vorangeschritten wie auf den Stadien C-D. Es liegt schon leichte Arcizonie vor (rechte Pars coracoidea ventral von der linken). An ihrem hinteren Ende zeigt die rechte Pars coracoidea eine Umbiegung des medialen Randes zur Seite hin; es könnte sich schon um die Anlage eines „Blättchens" handeln, das an der Bildung des Labium ventrale vom Sternum beteiligt wäre. Auf der linken Seite ist diese Bildung nicht zu sehen, aber die Membrana zonosternalis zeigt zwischen dem M. pectoralis und der Pars coracoidea eine auffallende Kernansammlung. (Die Kontrollarve *a* 1 wurde nicht geschnitten).

Gürtels ist der M. pectoralis schon schwach ausgebildet. Innerhalb der Pars scapularis lässt sich vorne eine Incisura feststellen, die gleich tief ist wie die Incisura zonalis. Die Pars scapularis wird so in zwei Regionen geschieden, die hinten auf eine kurze Strecke miteinander verbunden sind. Die dorsale Region reicht etwas weiter nach vorne als die ventrale.

Von einer Sternalanlage ist noch nichts zu sehen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 800 μ. Die Partes procoracoideae reichen fast gleich weit nach vorn wie die Partes coracoideae. Die Strecke vom

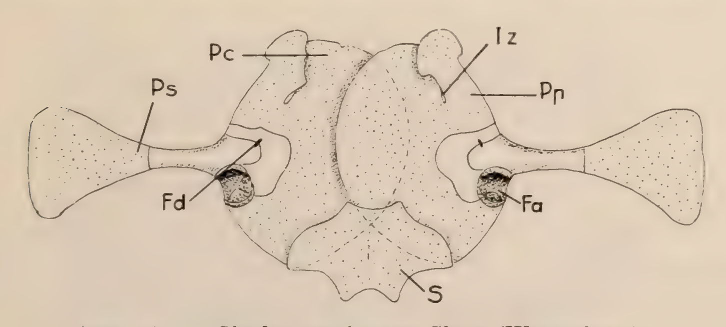


Abb. 18. — *Siredon mexicanum* Shaw (Wasserform).
Totale Länge 175 mm.
Brustschulterapparat von ventral. Die Pars scapularis ist nach ventral umgeklappt gedacht.

Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt 50 bis 100 μ.

Stadium B, *b* 1: Totale Länge 34,0 mm; Schnittdicke 12 μ.

Die lockere, fibröse Gewebemasse zwischen dem Integument und dem Gürtel ist besonders in der Mediane zu einer deutlichen Membran zusammengepresst, was anscheinend durch den Druck der Partes coracoideae gegen das Integument bedingt ist. Die Fibrillen dieser Membran treten auf der Höhe der Incisura zonalis mit dem Rande der Pars procoracoidea in Verbindung. Es handelt sich somit um die bei *Hynobius peropus* Boul. schon festgestellte Membrana zonosternalis. Auch beim Axolotl ist sie medial von der Membrana zonalis nicht zu trennen. Am caudalen Ende des Gürtels ist nur noch eine einheitliche kernreiche Membran vorhanden. Die Ursprungssehne des paarigen M. pectoralis und die medialen

Ränder der Partes coracoideae treffen gegen die Mittellinie mit der Membrana zonosternalis zusammen. Die Sehne des M. pectoralis ist in dieser Partie teilweise reich an Kernen. Die medialen Ränder des M. rectus zeigen hier eine partielle Rückbildung der Muskelfasern und eine Ansammlung von Kernen. Es dürfte sich um die mesenchymatöse Frühanlage des Sternum handeln.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 1650 bis 1800 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 200 bis 350 μ weniger weit nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 200 μ.

Stadium B, *b* 2: Totale Länge 40,8 mm; Schnittdicke 15 μ.

Der Befund ist im wesentlichen derselbe wie bei *b* 1.

Stadium C, *c*: Totale Länge 47,2 mm; Schnittdicke 15 μ.

Auch hier sind die Partes coracoideae caudal noch weit von einander entfernt und konvergieren craniad. Auf Tafel 4, Figur 5, ist die Membrana zonalis in der vorderen Gürtelregion zu sehen. Die Partes procoracoideae sind bedeutend kürzer als die Partes coracoideae. Die Incisura zonalis erweitert sich gegen vorn. Hinten reicht sie noch nahe an das Foramen diazonale. Wie bei Stadium B ist die Ursprungssehne des M. pectoralis dort, wo später das Labium ventrale des Sternum auftritt, reich an Kernen. (Eine deutliche Scheidung zwischen dieser Sehne und der Membrana zonosternalis ist hier nicht möglich). Es handelt sich um die mesenchymatöse Frühanlage des Sternum. Am caudalen Ende des Gürtels ist das Gewebe der „Linea alba" ebenfalls reich an Kernen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 2400 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 500—600 μ weniger weit nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 120 bis 150 μ.

Zusammenfassung der Stadien A, B, C: Membrana zonalis vorhanden. Die Membrana zonosternalis ist lockerer als bei *Hynobius peropus* Boul. und weniger deutlich. Arcizonie noch nicht ausgebildet. Die Frühanlage des Sternum ist auf Stadium C sicher angedeutet durch relativ schwache Kernansammlungen.

Stadium D, *d* 1: Totale Länge 51,2 mm; Schnittdicke 15 μ.

Zum ersten Mal ist Arcizonie festzustellen. Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten, wobei aber die cranialen Enden der Partes coracoideae noch keine gegenseitige Überschiebung aufweisen. Sie sind durch die Membrana zonalis verbunden. Bei der Ausbildung der Arcizonie kommt es zur Bildung einer „trennenden Membran", die aus der Gewebemasse der „Linea alba" gebildet wird und mit der ventral vom Gürtel liegenden Membrana zonosternalis in Verbindung steht. Auch hier dürfte, wie bei

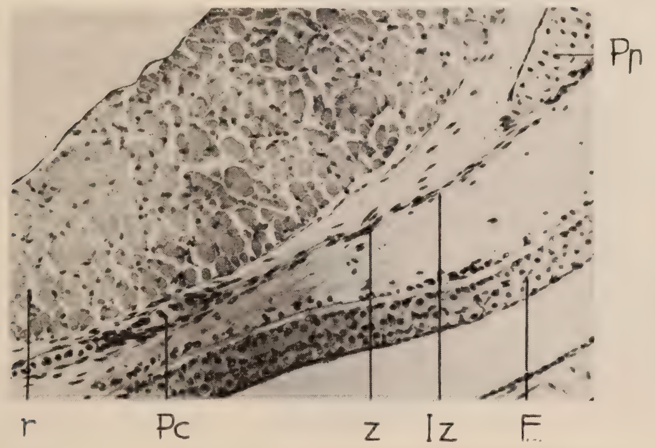


ABB. 19. — *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium D, *d* 1.
Incisura zonalis und Membrana zonalis.
(Reichert, Pl. Ok. 5 ×, Reichert Obj. 10 ×).

Hynobius peropus Boul. und *Hynobius naevius* (Schleg.), ausser der Membrana zonalis und dem Gewebe der „Linea alba", Perichondrium der Partes coracoideae an der Bildung dieser Membran, besonders im vorderen Bereich des Gürtels, beteiligt sein. Ausserdem scheint mir eine Beteiligung der Sehne des M. supracoracoideus beim Axolotl nicht ausgeschlossen. Tafel 4, Figur 6 zeigt die „trennende Membran", Abbildung 19 die Incisura zonalis mit der Membrana zonalis vom gleichen Schnitt. War letztere bei Stadium C deutlich mit dem medialen Rande der Pars procoracoidea verbunden, so ist hier die Membran teilweise nach der Aussenfläche dieser Gürtelregion abgedrängt (Abb. 19).

Auf diesem Stadium ist zum ersten Mal sehr deutlich eine mesenchymatöse Anlage der Labia ventralia des Sternum zu sehen. Sie befindet sich ventral vom M. rectus, etwas seitlich von dessen medialen Rändern. Hier treffen (wie bei *Hynobius peropus* Boul.) M. pectoralis, Membrana zonosternalis und eine Abzweigung der Fascien des M. rectus zusammen (Taf. 4, Fig. 7, 8). Auffallenderweise ist aber diese erste Anlage des Sternum an der Stelle ihrer grössten Ausdehnung mit dem medialen Rande der Pars coracoidea verbunden und zwar derart, dass sie als ein Bestandteil derselben erscheint (Taf. 4, Fig. 7). Ungefähr 60 μ weiter caudal ist eine leichte Trennung der Anlage von der Pars coracoidea zu sehen und eine schwache Spur von Vorknorpel in der Kernmasse, was auf Tafel 4, Figur 8 an der leichten Auflockerung der Kernmasse erkannt werden kann. Es entsteht so der Eindruck einer beginnenden Abgliederung der ersten Sternalanlage vom Gürtel. Aus der weiteren Entwicklung des Sternum geht hervor, dass es sich hier im besonderen um eine Teilanlage des Labium ventrale handelt. Da, wo die Partes coracoideae weiter hinten divergieren, befindet sich die mesenchymatöse Teilanlage des Labium ventrale noch in der gleichen Lagebeziehung zum M. rectus, ist aber nicht mehr so ausgedehnt. Noch weiter hinten zeigt sie eine schwache mesenchymatöse Verbindung mit dem inneren Rande des M. rectus, wo eine Auflösung von Muskelfasern vorzuliegen scheint. Auch fällt hier im M. rectus eine Kernansammlung auf; sie ist die mesenchymatöse Anlage der Sternalstreifen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 2500 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 350 μ weniger weit nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 270 μ.

Zusammenfassung: Schwache Arcizonie. Eine relativ geringe Kernansammlung im medialen Rande des M. rectus lässt die paarige mesenchymatöse Frühanlage der Sternalstreifen erkennen. Ausserdem sind deutliche Teilanlagen der Labia ventralia vorhanden, welche lateral von den Sternalstreifen und in der Hauptsache cranial von diesen liegen; sie stehen im Grossteil ihrer Ausdehnung mit der Pars coracoidea in kontinuierlichem Zusammenhang. Pro parte sind sie bereits vorknorpelig. Es liegen somit vier Zentren der Sternum-Bildung vor: die Sternalstreifen und die auch als „Blättchen" zu bezeichnenden Teilanlagen der Labia ventralia.

Stadium D, *d* 2: Totale Länge 56,0 mm; Schnittdicke 15 μ.

Es wurden ausnahmsweise Längsschnitte hergestellt. Die Arcizonie ist hier noch nicht ausgebildet. Myocommata der Rectus-Muskulatur setzen an den noch schwachen mesenchymatösen Teilanlagen der Labia ventralia an (Abb. 20). Diese sind noch nicht vom Gürtel getrennt. Auch am medialen Rande des M. rectus lässt sich beiderseits eine lockere Kernansammlung — die mesenchymatöse Anlage der Sternalstreifen — feststellen. Es sind also wieder die genannten vier Zentren der Sternum-Bildung vorhanden.

Abb. 20.
Siredon mexicanum Shaw, Stadium D, *d* 2.
Mesenchymatöse Teilanlage des Labium ventrale und seine Beziehung zur Rectus-Muskulatur (Myocomma). Längsschnitt. (Leitz Peripl.Ok. 12×, Reichert Obj. 10×).

Stadium D, *d* 3: Totale Länge 52,0 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die Stelle des ersten Zusammentreffens der Partes coracoideae liegt hier (und allgemein beim Axolotl) so weit vor der Leber, dass letztere die Überschiebung der Knorpelplatten in keiner Weise beeinflussen kann (im Gegensatz zu *Hynobius peropus* Boul.). Vielleicht üben die Fibrillen des Gewebes der „Linea alba“, in welcher die Partes coracoideae zur Mitte hin wachsen, einen Zug auf deren Ränder aus und biegen sie mehr oder weniger stark zum Integument ab. Möglicherweise wird so die endgültige Art der Überschiebung entschieden. Bei einem medialen Zusammenstossen der Partes coracoideae mag stärkeres Wachstum der einen Knorpel-

platte, oder ihr kräftigerer Bau mitbestimmend sein für die wechselnde Arcizonie. In der vorliegenden Serie bekommt man auf der Höhe des Foramen diazonale den Eindruck, die rechte Knorpelplatte werde sich ventral vor die linke schieben. Aber weiter vorne, wo sich beide Ränder sehr stark genähert haben, wäre das Gegenteil zu erwarten, weil die linke Pars coracoidea so stark gegen das Integument abgebogen ist, dass sie ventral vor die rechte wachsen müsste.

In der Incisura zonalis ist eine deutliche Membrana zonalis vorhanden. Im vorderen Teile dieses Einschnittes aber verläuft eine membranöse Bildung zwischen dem M. procoraco-humeralis und der Pars procoracoidea und liegt weiter gegen die Mitte ventral von der Pars coracoidea; es ist die Membrana zonosternalis.

Die mesenchymatösen Anlagen der Sternalstreifen und die schon bei *d* 1 erwähnten mesenchymatösen Teilanlagen der Labia ventralia sind auch hier festzustellen. Letztere sind aber etwas schwächer ausgebildet und zeigen grösstenteils keine so enge Verbindung mit den Rändern der Partes coracoideae. Ausser diesen Anlagen findet sich jederseits ein knorpeliges „Blättchen" ventral von der Pars coracoidea. Diese knorpeligen Gebilde erscheinen hinten am Gürtel als seitliche Umbiegung des mittleren Randes der Pars coracoidea, sind aber weiter vorne in den Schnitten selbständig. Hier sind die Partes coracoideae dorsal von den „Blättchen" schon weiter gegen die Mittellinie vorgestossen. Die beiden (stark seitlich gelegenen) „Blättchen" stellen ebenfalls Teilanlagen des Labium ventrale dar.

Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 270 μ. (Weitere Angaben über Dimensionen des Gürtels liegen nicht vor, weil der vorderste Teil des Gürtels nicht geschnitten wurde).

Zusammenfassung: Beginnende Arcizonie. Die immer noch getrennten Anlagen der Sternalstreifen und die schon früher beschriebenen Teilanlagen der Labia ventralia sind noch mesenchymatös. Überdies ist jederseits ein knorpeliges „Blättchen" vom caudalen Ende des Gürtels teilweise abgegliedert. Diese „Blättchen" sind ebenfalls als Teilanlagen des Labium ventrale zu betrachten.

Stadium E, *e* 1: Totale Länge 54,5 mm; Schnittdicke 15 μ.

Wiederum ist jederseits ein knorpeliges „Blättchen“ vorhanden, das eine vom Gürtel sekundär getrennte Teilanlage des Labium ventrale darstellt. Es liegt ventral von der Pars coracoidea und innerhalb der Membrana zonosternalis. Die Sternalstreifen sind jetzt deutlich vorknorpelig bis knorpelig geworden. Vorne und hinten gehen sie in eine dichtfaserige Bildung am Rande des M. rectus über, in der sich viele Kerne finden. Diese Fibrillen bilden das mediale Ende des M. rectus. Innerhalb vom Vorknorpel der Sternalstreifen sind sie noch deutlich zu sehen. Auf der linken Seite liegt der Sternalstreifen hinten dem M. rectus ventral an und geht in einen kleinen seitlichen Fortsatz über. In ihrem mittleren und vorderen Teile sind die Sternalstreifen mit den knorpeligen Teilanlagen der Labia ventralia teils membranös, teils vorknorpelig verbunden. Links handelt es sich um die Membrana zonosternalis, die sich zwischen den beiden Knorpelzentren erstreckt (Taf. 5, Fig. 9), rechts dagegen ist die Verbindung teilweise vorknorpelig geworden (Taf. 5, Fig. 10). Hier ist auch noch eine leichte Verbindung der Teilanlage des Labium ventrale mit der Pars coracoidea zu sehen.

Die beiden Sternalstreifen sind durch Gewebe der „Linea alba“, das sich kontinuierlich in die Membrana zonosternalis fortsetzt, verbunden. Weiter vorne sind zunächst seitlich in der „Linea alba“ und dann in der Mitte zwischen den Rändern des M. rectus viele, z. T. grosse Kerne vorhanden. Ähnlich wie bei *Hynobius peropus* Boul. Stadium C scheint hier eine Vorbildung vom Grossteil des Sternum vorzuliegen.

Die caudocraniale Ausdehnung des rechten Sternalstreifens beträgt ca. 240 μ, die des linken ca. 540 μ.

Z u s a m m e n f a s s u n g : Beiderseits sind z. T. schon knorpelige Sternalstreifen vorhanden; mit ihnen sind Teilanlagen des Labium ventrale membranös bis vorknorpelig verbunden. Rechts besteht noch eine Brücke von Mesenchym zwischen der Teilanlage des Labium ventrale und dem medialen Rande der Pars coracoidea.

Stadium E, *e* 2: Totale Länge 59,8 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die sehr dünnen Partes coracoideae treffen in der Medianebene zusammen und sind am Innenrande gegen das Integument abgebogen, links etwas stärker als rechts.

Auch hier sind beide Sternalstreifen vorknorpelig bis knorpelig (Abb. 21 B), aber immer noch durchgehend paarig. Sie konvergieren wiederum craniad. Dem M. rectus sitzen sie hinten medial eng an. Rechts liegt das caudale Ende des Sternalstreifens zwischen M. rectus und Peritoneum. Die Sternalstreifen sind durch die Gewebe-

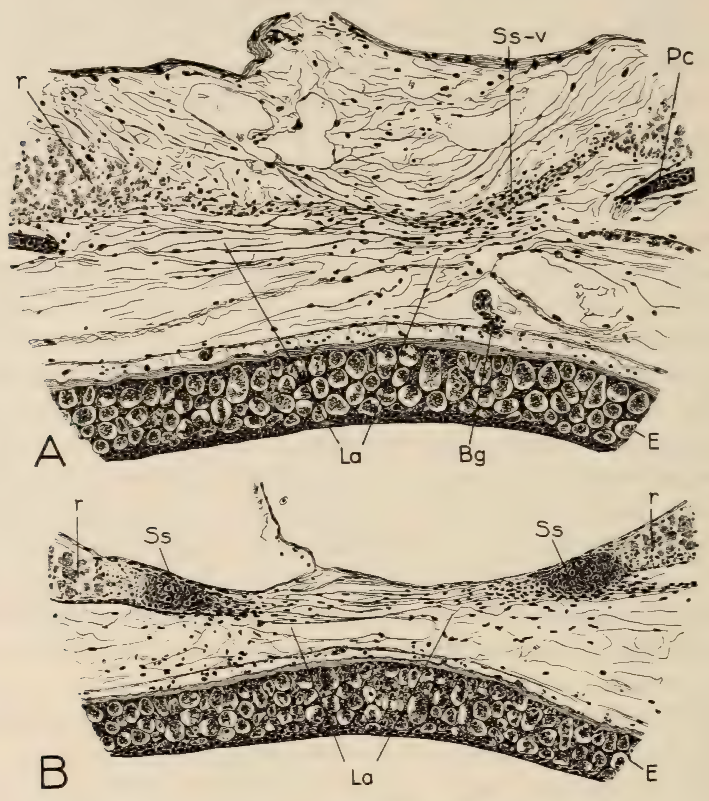


Abb. 21 A—B. — *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium E, *e* 2. Querschnittzeichnungen von der Anlage der Sternalstreifen. B ca. 350 μ hinter A.

masse der „Linea alba" verbunden. Am cranialen Ende der Sternalstreifen ist sie reich an Kernen (Abb. 21 A). Die Ursprungssehne des M. pectoralis, welche am Sternalstreifen ansetzt, ist sehr stark geworden; die Membrana zonosternalis dorsal von der genannten Sehne erscheint dagegen nicht deutlich. Links steht die Sehne in enger Beziehung zu einem kleinen, aber dicken Auswuchs des

Sternalstreifens. Es ist ein vom Sternalstreifen ausgewachsener Teil des Labium ventrale. Dieses wird typischerweise sowohl durch ein bis zwei Teilanlagen, als auch durch einen Auswuchs des Sternalstreifens gebildet. Aber beim vorliegenden Individuum ist von Teilanlagen noch nichts zu bemerken. Cranial setzen die Membrana zonosternalis und die Ursprungssehne des M. pectoralis am „Labium-Teil“ des linken Sternalstreifens an. Auf der rechten Seite ist von einer Labium-Anlage noch nichts zu sehen. Die Pars coracoidea und der M. pectoralis sind rechts noch auffallend weit von der Mediane entfernt. Mit dieser Tatsache hängt vielleicht das Fehlen der Labium-Anlage auf dieser Seite zusammen. Abbildung 22 *a* zeigt die Sternalanlage von ventral.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3000 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 250 μ weiter cranial. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 300 μ. Die Länge der vorknorpeligen bis knorpeligen Sternalstreifen beträgt rechts ca. 600 μ, links dagegen ca. 800 μ.

Zusammenfassung: Die paarigen knorpeligen Sternalstreifen konvergieren craniad. Links ist ein kleiner Auswuchs des Sternalstreifens vorhanden, welcher an der Bildung des Labium ventrale teilnimmt. Knorpel-„Blättchen“ fehlen.

Thyroxin-Tier Th *e* 2: Totale Länge 48,8 mm; Schnittdicke 15 μ.

Gegenüber dem besprochenen Kontrolltier *e* 2 ist hier deutliche Arcizonie ausgebildet. Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Die Überschiebung ist aber nicht sehr stark. Sie wäre wahrscheinlich viel ausgesprochener, wenn sich die beiden Partes coracoideae gleichmässig entwickelt hätten. Die linke Knorpelplatte reicht weit über die Mittellinie hinaus. Die rechte dagegen zeigt eine abnormale Ausbildung. Sie ist viel schmäler und kürzer als die rechte, dafür aber dicker. Man bekommt den Eindruck, die erste Anlage dieser Gürtelhälfte habe sich zu weit medial befunden. Damit wäre die Verwachsung des rechten Sternalstreifens mit dem Rande der Pars coracoidea verständlich. Diese Verwachsung erstreckt sich über die ganze Länge des knorpeligen Sternalstreifens. Lediglich hinten liegt eine kleine Fensterbildung im Übergangsgebiet (Abb. 22 *b*). Die Fasern des M. pectoralis und des M. supracoracoideus entspringen hier direkt am Sternalstreifen. Auch die

Membrana zonosternalis steht mit ihm direkt in Verbindung. Rechts ist kein Labium ventrale vorhanden und links findet sich an entsprechender Stelle Mesenchym. Im Gegensatz zu *e* 2 sind hier die beiden Sternalstreifen vorne schon miteinander verwachsen. Danach wäre dieses Individuum zu Stadium F-G zu stellen. Obwohl dieses Thyroxin-Tier viel kleiner ist als die Kontrollarve *e* 2, erscheint die Sternalanlage doch länger (Abb. 22 *b*).

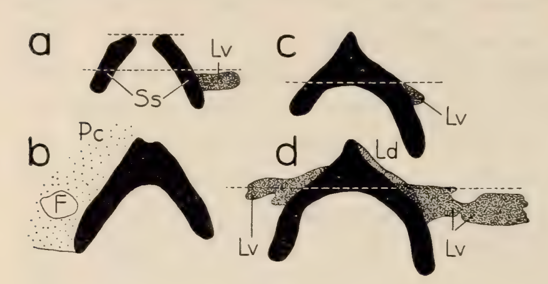


Abb. 22 *a—d*. — *Siredon mexicanum* Shaw.
Sternalanlage von ventral: *a*) Stadium E, *e* 2 (vgl. Querschnittzeichnungen Abb. 21 A—B); *b*) Stadium F—G, Th *e* 2; *c*) Stadium F, *f* (Querschnittzeichnung Abb. 23 A); *d*) Stadium G, Th *f* (Querschnittzeichnung Abb. 23 B). Die gestrichelten Linien geben die Lage der in den Abbildungen 21 und 23 wiedergegebenen Querschnitte an.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt links ca. 2750 μ, rechts ca. 1800 μ. Die Partes procoracoideae reichen ca. 60 μ (links) und ca. 1800 μ (rechts) weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 250 bis 350 μ. Der linke Sternalstreifen hat eine Länge von ca. 1000 μ, der rechte von ca. 1150 μ. Auf einer Strecke von ca. 450 μ sind sie vorne miteinander verwachsen.

Zusammenfassung: Deutliche Arcizonie. Zum ersten Mal ist eine leichte perichondrale Ossifikation in der Gegend der Fossa articularis zu finden. Die Sternalanlage ist im vorderen Teile sekundär unpaar geworden, weil die Sternalstreifen bei ihrem craniad gerichteten Wachstum zusammengestossen sind und sich vereinigt haben. Dagegen sind keine Teilanlagen des Labium ventrale vorhanden.

Stadium E, *e* 3: Totale Länge 74,8 mm; Schnittdicke 15 μ.

Diese Larve ist in Bezug auf den Schultergürtel weiter fortgeschritten als *f*. Die totale Körperlänge lässt dies schon vermuten. In der Ausbildung des Sternum gehört sie aber noch unter Stadium E. Die beiden Sternalstreifen sind noch nicht miteinander

verwachsen. Beiderseits ist eine ventrale Labium-Bildung zu sehen, die als Fortsetzung des Sternalstreifens erscheint.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung des Gürtels beträgt ca. 4500 μ. (Die Partes coracoideae und die Partes procoracoideae reichen ungefähr gleich weit nach vorn). Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 450 μ. Die Sternalstreifen haben eine Länge von ca. 700 μ.

Zusammenfassung: Die Sternalanlage ist noch paarig, obwohl der Schultergürtel in der Ausbildung weiter vorangeschritten ist als auf Stadium F, wo die Sternalstreifen verwachsen sind. Beiderseits ist ein an der Bildung der ventralen Labien beteiligter Auswuchs der Sternalstreifen vorhanden, während sich keine Teilanlagen des Labium ventrale nachweisen lassen.

Stadium F, *f*: Totale Länge 69,2 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die Arcizonie ist gering. Die rechte Pars coracoidea liegt ventral von der linken. Die Gewebemasse der „Linea alba" erscheint teilweise von den medialen Rändern der Partes coracoideae zusammengeschoben (Taf. 5, Fig. 11), weiter cranial eingeklemmt und da, wo die Knorpelplatten sich überschoben haben, zu einer Membrana sternalis ausgezogen, an deren Bildung auch die Sehne des M. supracoracoideus beteiligt sein dürfte. Im Gegensatz zu *Hynobius peropus* Boul. lässt sich diese Membran vom Sternum an viel weiter nach vorne, nämlich bis zum vorderen Ende des Gürtels verfolgen. Die „trennende Membran" zwischen den Partes coracoideae bildet also beim Axolotl eine Einheit mit der Membrana sternalis, d. h. sie erscheint als vorderste Partie der letzteren. Ventral steht sie wiederum mit der Membrana zonosternalis in Verbindung und dorsal mit der Fascie des M. rectus. In ihrer Ausdehnung und ihrer sekundär entstehenden Verbindung mit der Pars coracoidea zeigt die Membrana sternalis hier Verhältnisse, welche weitgehend mit jenen übereinstimmen, wie sie Engler (1929) für *Salamandra atra* Laur. beschrieben hat („Membrana sterno-coracoidea" Engler (1929)).

Die Incisura zonalis ist hinten breit und verengert sich nach vorne. Die Fascie des M. supracoracoideus geht in dieser Region des Gürtels in das Material der Membrana zonalis und der Membrana zonosternalis über.

Die Sternalanlage ist caudal noch paarig, vorne dagegen unpaar

geworden. Links ist ein kleines Labium ventrale am Sternalstreifen zu sehen, das lateral in die Membrana zonosternalis (die hier vielfach nicht sehr deutlich ist) und in die Sehne des M. pectoralis übergeht (Abb. 23 A). Rechts ist die Pars coracoidea in ihrem Wachstum zur Mitte hin etwas zurückgeblieben (vgl. Abb. 23 A). Auch die Sternalanlage ist auf dieser Seite weniger entwickelt. Rechts findet sich ein Knorpel-„Blättchen", das hinten noch in kontinuierlichem

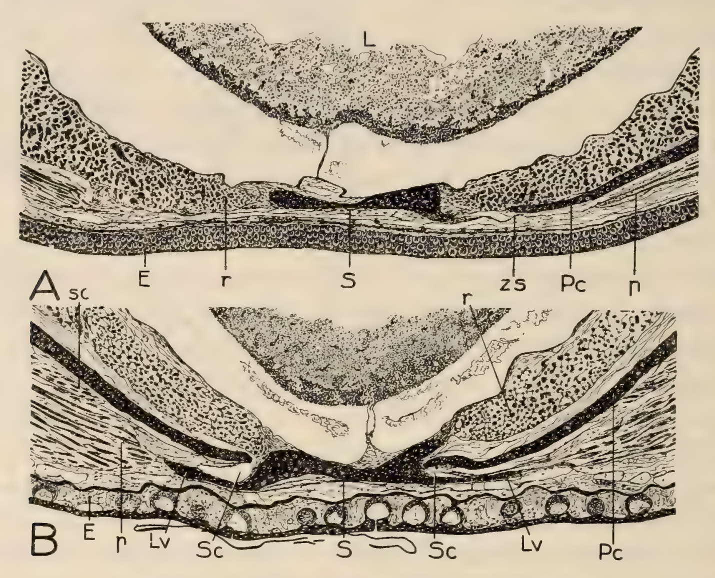


Abb. 23 A—B. — *Siredon mexicanum* Shaw.
Querschnittzeichnungen von der Sternalanlage:
A Stadium F, *f*; B Stadium G, Th *f*.
Man beachte ausser der Verschiedenheit in der Ausbildung des Integuments die stärkere Entwicklung des Sternum beim Thyroxin-Tier Th *f* gegenüber der Kontrollarve *f*. (Vgl. Abb. 22 *c*, *d*).

Zusammenhang mit der Pars coracoidea steht (Taf. 5, Fig. 12). Es handelt sich wieder um eine Teilanlage des Labium ventrale, wie sie schon auf früheren Stadien beobachtet wurde. Die cranial verbundenen Sternalstreifen sind auf Abbildung 22 *c* von ventral zu sehen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt links ca. 3800 μ, rechts ca. 3350 μ. Die rechte Pars procoracoidea reicht etwas weiter nach vorn als die linke. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale

beträgt ca. 300 μ. Die Längenausdehnung der Sternalanlage beträgt ca. 1330 μ, die Verwachsung der beiden Sternalstreifen erstreckt sich auf ca. 580 μ.

Zusammenfassung: Die Sternalanlage ist auf eine ziemlich grosse Strecke unpaar geworden. Rechts hängt eine knorpelige Teilanlage des Labium ventrale noch mit der Pars coracoidea zusammen.

Thyroxin-Tier Th *f*: Totale Länge 55,7 mm; Schnittdicke 15 μ.

Gegenüber *f* (Kontrolltier) ist hier die perichondrale Verknöcherung in der Verbindungszone zwischen den Hauptregionen des Gürtels zu erwähnen. Sie ist ziemlich ausgeprägt und reicht cranial über den Grund der Incisura zonalis hinaus. Die Partes procoracoideae sind breit und erstrecken sich mehr als 300 μ weiter nach vorn als die Partes coracoideae. Der M. pectoralis ist viel kräftiger, die Arcizonie hingegen eher etwas geringer als bei *f*. Die rechte Pars coracoidea liegt ventral von der linken.

Die Sternalanlage ist bedeutend stärker ausgebildet als beim Kontrolltier (Abb. 23 A, 23 B, 22 *c*, 22 *d*). Die beiden Sternalstreifen sind vorn miteinander verwachsen, caudal dagegen noch weit von einander entfernt. Jederseits ist ein knorpeliges Labium ventrale zu sehen. Die Form des linken Labium ventrale lässt erkennen, dass eine seitliche Partie desselben ursprünglich als ein „Blättchen" angelegt wurde und nachträglich mit dem übrigen Teil des Labium ventrale verschmolzen ist. Das entsprechende Übergangsgebiet ist noch als solches erkennbar. Rechts ist schon ein Labium dorsale von der Sternalplatte aus entstanden.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3800 μ. Die Partes procoracoideae reichen ca. 360 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 360 μ. Die Sternalanlage hat eine Länge von ca. 1630 μ, die Verwachsung der Sternalstreifen erstreckt sich auf ca. 550 μ.

Zusammenfassung: In der Gegend der Fossa articularis ist eine ziemlich starke perichondrale Verknöcherung des Gürtels vorhanden. Die Sternalanlage ist viel weiter entwickelt als bei *f*. Das Labium dorsale ist zum ersten Mal vorhanden, aber nur auf einer Seite. Das Labium ventrale ist besonders auf der linken Seite stark ausgebildet und lässt zum Teil noch seine Entstehungsweise erkennen.

Stadium G, *g*: Totale Länge 77,0 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Zwischen den überschobenen Partes coracoideae ist die Membrana sternalis deutlich zu sehen (Taf. 5, Fig. 13). Gegen das craniale Ende des Gürtels hört die Arcizonie auf und die Membrana zonalis verbindet hier die medialen Ränder der Partes coracoideae. In der Gegend der Fossa articularis ist eine ganz leichte Spur von perichondraler Ossifikation zu sehen. Sie ist geringer als beim Thyroxin-Tier Th *f*. Die Incisura zonalis ist hinten breit und wird nach vorne schmäler. Die Membrana zonosternalis ist hier gut sichtbar. Sie scheint auf der Höhe der Incisura zonalis zur Fascie des M. supracoracoideus in enger Beziehung zu stehen.

Die Ausbildung der Sternalanlage ist weiter fortgeschritten. Die Sternalstreifen sind sehr kräftig geworden. Jederseits ist das Labium ventrale auf eine grosse Strecke mit ihnen verbunden. Die Pars coracoidea stösst in Schnittbildern vorn teilweise zwischen dem Labium ventrale und den knorpelig verbundenen Sternalstreifen ventrad vor. Jederseits ist jetzt ein Labium dorsale vorhanden. Es ist aber noch klein und relativ stark ventral gelegen.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung des Gürtels beträgt ca. 4500 μ. Die Partes procoracoideae reichen gleich weit nach vorn wie die Partes coracoideae. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 600 μ. Die Sternalanlage weist eine Länge von ca. 1500 μ auf. Die beiden Sternalstreifen sind vorne auf eine Strecke von ca. 450 μ miteinander verwachsen.

Zusammenfassung: In der Gegend der Fossa articularis ist eine schwache perichondrale Verknöcherung aufgetreten. Die gesamte Sternalanlage ist flächenhafter geworden. Die Sternalstreifen sind im vorderen Drittel miteinander verwachsen. Das Labium dorsale ist nun beiderseits vorhanden; es liegt relativ stark ventral.

Stadium H, *h* 1: Totale Länge 84,5 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Die Arcizonie ist bis zum cranialen Ende des Gürtels zu sehen. Sie ist relativ stark, wird aber bei weitem übertroffen von der viel stärkeren Arcizonie des *Hynobius peropus* Boul. auf Stadium E. Be-

ginnende perichondrale Ossifikation findet sich cranial von den Fossae articulares.

Die Pars procoracoidea hat sich stark gegen die Mitte hin entwickelt. Sie überlagert zum Teil die Pars coracoidea von ventral. Das Gleiche konnte beim Gürtel des geschlechtsreifen Axolotl gefunden werden (Abb. 18).

In der Incisura zonalis ist die Membrana zonalis nicht mehr deutlich zu sehen (Abb. 24); dagegen erstreckt sich die Membrana zonosternalis von einer Pars procoracoidea zur andern, bzw. von einem M. procoraco-humeralis zum andern.

Die ehemals weit voneinander entfernten Sternalstreifen sind zum grossen Teil miteinander verwachsen. Es ist so eine breite, aber dünne Sternalplatte entstanden (Taf. 5, Fig. 16), die seitliche Verdickungen aufweist. Einen Querschnitt durch das Labium ventrale und die Sternalplatte am vorderen Ende des Sternum zeigt Tafel 5, Figur 15. Die Labia ventralia erstrecken sich über die Sternalplatte hinaus weiter nach vorn. Über das Sternum orientiert eine Reihe von Querschnittzeichnungen (Abb. 25 *a–o*).

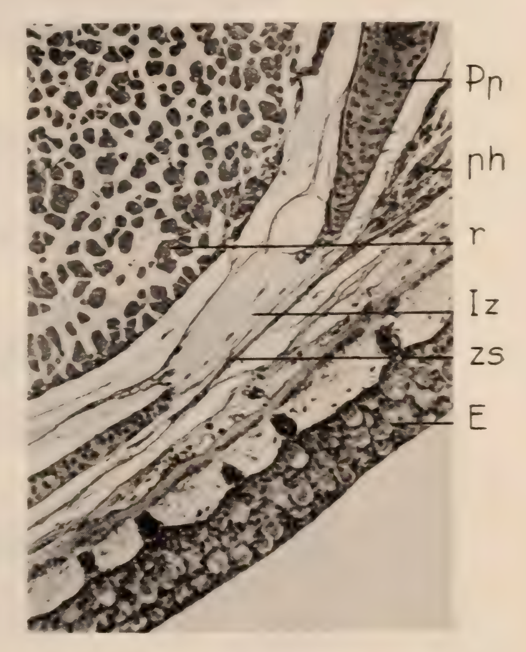
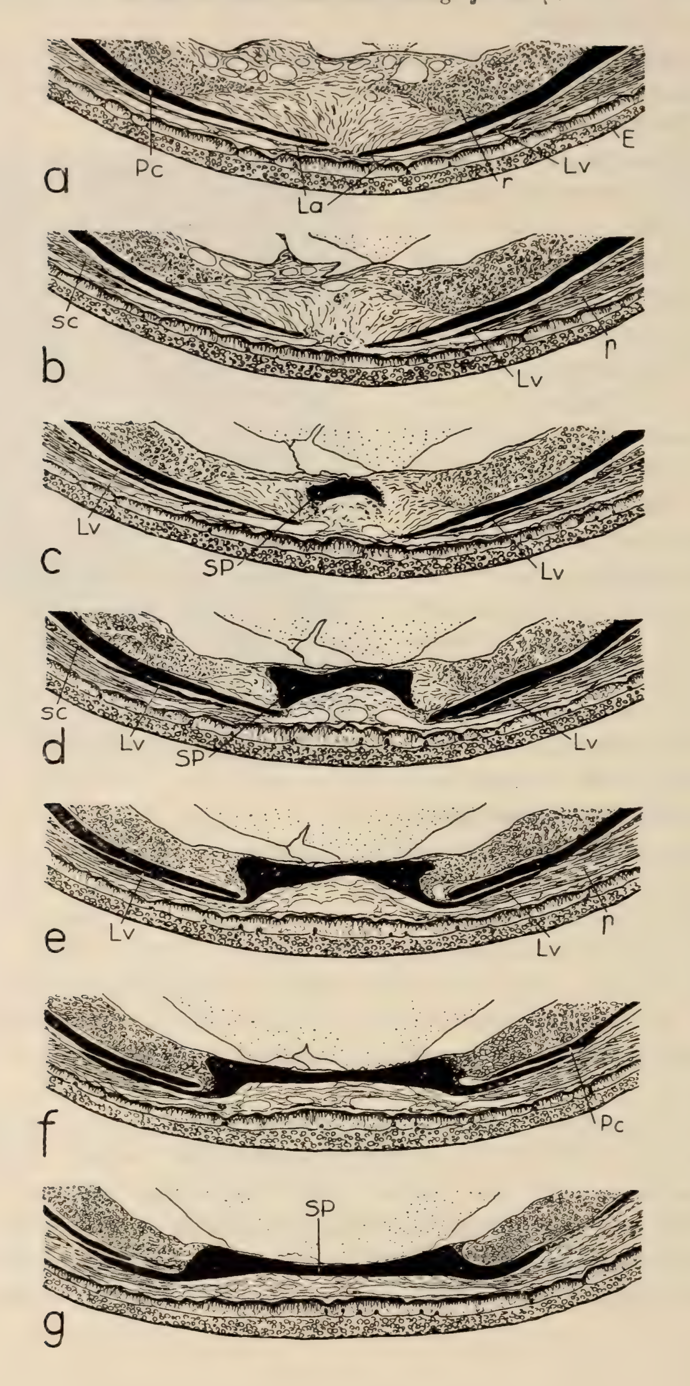
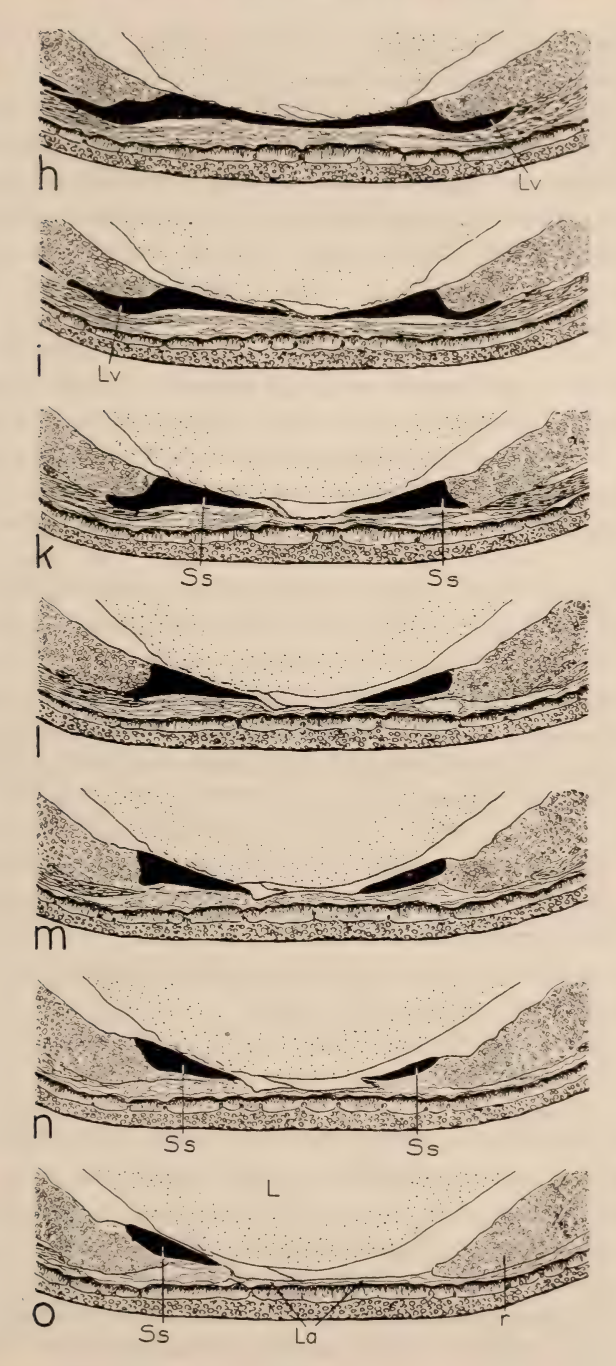


Abb. 24. — *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium H, *h* 1.
Incisura zonalis mit Membrana zonosternalis.
(Leitz Peripl.Ok. 12 ×, Reichert Obj. 4 ×).

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 5370 μ. Die Partes procoracoideae reichen ca. 400 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 900 μ. Die Länge des Sternum beträgt links ca. 1350 μ, rechts ca. 1900 μ. Die Sternalstreifen sind auf eine Strecke von ca. 720 μ miteinander verwachsen.

ABB. 25 *a—o.* — *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium H, *h* 1.
Schematische Querschnittzeichnungen: Sternum. Der Abstand zwischen den Schnitten beträgt je 120 μ.




h
Lv
i
Lv
k
Ss
Ss
l
m
n
Ss
Ss
o
L
Ss
La
r

Die Labia ventralia erstrecken sich ca. 200 μ weiter nach vorn als die mediale Partie des Sternum.

Zusammenfassung: In der Gegend der Fossa articularis schwache perichondrale Ossifikation. Die Sternalstreifen sind zum grossen Teil zu einer dünnen, aber breiten Sternalplatte zusammengewachsen. Die Labia ventralia sind sehr ausgedehnt. Im Anschluss an die Ränder des M. rectus sind schwache dorsale Labien aufgetreten.

Stadium H, *h* 2: Totale Länge 87,5 mm; Schnittdicke 15 μ.

Die rechte Pars coracoidea liegt ventral von der linken. Am vorderen Ende des Gürtels ist keine Überschiebung der Knorpelplatten zu sehen. Auch hier verbindet die Membrana zonalis die medialen Ränder der Partes coracoideae miteinander. Die perichondrale Verknöcherung in der Gegend der Fossa articularis ist schwach.

Die unpaare mediale Region des Sternum erstreckt sich hier im Gegensatz zu *h* 1 weiter nach vorn als die Labia ventralia. Das Labium dorsale liegt auffallend stark ventral.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 4500 μ. Die Partes procoracoideae reichen ca. 250 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 650 bis 780 μ. Die Länge des Sternum beträgt ca. 1670 μ; die Sternalstreifen sind auf eine Strecke von ca. 670 μ miteinander verwachsen. Die Dimensionen des Gürtels sind z. T. ähnlich wie auf Stadium G, die des Sternum dagegen entsprechen jenen von *h* 1.

Zusammenfassung: Die mediale Region des Sternum erstreckt sich weiter nach vorn als die Labia ventralia. Die Labia dorsalia liegen wie bei *g* auffallend stark ventral. Im übrigen gilt das von *h* 1 Mitgeteilte.

Thyroxin-Tier Th *i*: Totale Länge 57,0 mm; Schnittdicke 15 μ.

(114,4 mm lange Kontrollarve *i* nicht geschnitten). Bei Th *i* ist die Arcizonie noch stärker ausgebildet als bei *h* 1, aber gleichwohl nicht so stark wie bei *Hynobius peropus* Boul. Stadium D oder E. Die linke Pars coracoidea liegt ventral von der rechten. Im vorderen Teile des Gürtels liegen die Knorpelplatten sehr eng übereinander, sodass, offenbar auch wegen der ausgeprägten Überschie-

bung, die Membrana sternalis fast völlig verschwunden ist. Es erinnert dies an das Verhalten bei *Hynobius peropus* Boul. Die Arcizonie ist bis zum vorderen Ende des Gürtels sehr ausgesprochen.

Die Labia dorsalia zeigen eine ähnliche Ausbildung wie bei *Hynobius peropus* Boul., Stadium E. [Bei keiner Serie fand ich so grosse Labia dorsalia, wie WIEDERSHEIM (1892, Atlas, Taf. XIV, Fig. 144) sie für einen 68 mm langen Axolotl abgebildet hat]. Die Sternalplatte ist vorne auch gegen das Integument hin überhöht. Cranial läuft sie in einen kleinen, ventral gelegenen medialen Fortsatz und eine dorsal gelegene Lamelle aus; letztere reicht weiter nach vorn als der ventrale Fortsatz. Auch hier ist das Labium ventrale am vorderen Ende des Sternum jederseits durch einen caudaden Einschnitt von der Sternalplatte abgesetzt.

Die maximale caudocraniale Ausdehnung der Partes coracoideae beträgt ca. 3300 μ. Die Partes procoracoideae erstrecken sich ca. 500 μ weiter nach vorn. Die Strecke vom Grunde der Incisura zonalis bis zum Foramen diazonale beträgt ca. 670 μ. Das Sternum hat eine Länge von ca. 1200 μ. Die Anlage ist zur Hälfte unpaar geworden.

Zusammenfassung: Die Arcizonie ist sehr stark. Die perichondrale Verknöcherung ist nicht wesentlich verschieden von jener bei Th *f*. Die Sternalanlage ist zur Hälfte paarig, zur Hälfte unpaar. Die Labia dorsalia sind in der Form ähnlich wie bei *Hynobius peropus* Boul. entwickelt.

d) Diskussion der Befunde bei *Siredon mexicanum* Shaw.

Der Brustschulterapparat vom Axolotl zeigt jenem von *Hynobius peropus* Boul. gegenüber einige Verschiedenheiten. So ist die Arcizonie beim Axolotl weniger ausgeprägt. Hingegen ist auch hier eine wechselnde gegenseitige Überlagerung der Partes coracoideae vorhanden. In acht von dreizehn Fällen (drei ausgewachsene Tiere inbegriffen) liegt die linke Pars coracoidea ventral von der rechten; in fünf Fällen trifft das Gegenteil zu. Bei *Hynobius peropus* Boul. ist möglicherweise ein Einfluss der Leber auf die Art der Überschiebung vorhanden. Beim Axolotl kann das nicht der Fall sein, denn das vordere Ende der Leber reicht hier nicht wesentlich nach vorn über das Sternum hinaus, und die Überschiebung tritt zuerst im vorderen Bereich des Gürtels auf. Das Gewebe der „Linea alba“,

welches den zur Mittellinie wachsenden Partes coracoideae einen gewissen Widerstand bietet (da es mit dem Integument verbunden ist und sich an die Partes coracoideae anheftet), dürfte beim Axolotl einen Einfluss haben auf die wechselnde Überschiebung; ebenso mag eine Beeinflussung durch das ungleiche Wachstum der in ihrer Dicke variierenden Partes coracoideae vorliegen.

Im ventralen Gürtelbereich ist im Gegensatz zu den untersuchten Hynobiiden immer nur eine Öffnung vorhanden, das Foramen diazonale. Auf keinem Stadium, auch nicht bei erwachsenen Tieren, konnten zwei Foramina festgestellt werden, wie sie in der von vielen Autoren übernommenen Darstellung des Brustschulterapparates vom Axolotl nach WIEDERSHEIM (1892 usw.) zu sehen sind. Auf fortgeschritteneren Stadien (z. B. H, *h* 1) und bei geschlechtsreifen Tieren (Abb. 18) kommt eine leichte Überschiebung der Pars procoracoidea über die Pars coracoidea zustande. Eine Verwachsung dieser beiden Gürtelregionen wurde nicht beobachtet. ANTHONY und VALLOIS (1914) berichteten von einem der beiden durch sie untersuchten Axolotl („*Amblystoma tigrinum*, larve“, 165 mm): „Le coracoïde et le procoracoïde sont confondus en une grande plaque cartilagineuse“.

Die Membran-Verhältnisse sind weniger deutlich als bei *Hynobius peropus* Boul. Eine Membrana zonalis ist auf den meisten Stadien wenigstens in der vorderen Region des Gürtels zu sehen. Innerhalb der Incisura zonalis ist sie sehr deutlich, geht aber auf späteren Stadien, soweit sie nicht durch Knorpel ersetzt wird, wahrscheinlich in der Membrana zonosternalis auf (Abb. 24). Zu letzterer, wie auch zu den Fascien von M. supracoracoideus und M. procoraco-humeralis zeigt sie frühzeitig eine enge Beziehung. Man bekommt den Eindruck, als ob es sich in der Membrana zonalis um eine Bildung handle, welche für das Auswachsen der Pars coracoidea und der Pars procoracoidea weitgehend die Richtung weist. Die Partes coracoideae scheinen im caudalen Bereich des Gürtels nicht verbunden zu sein durch die Membrana zonalis. Die Gewebemasse der „Linea alba“ wird in dieser Gegend durch die Ränder der Knorpelplatten mediad zusammengeschoben (Taf. 5, Fig. 11). Bei der Überschiebung der Partes coracoideae bildet sie die Membrana sternalis, welche vom Sternum bis zum vorderen Ende des Gürtels verfolgt werden kann und der „Membrana sterno-coracoidea“ ENGLER's (1929) homolog ist. Ohne Zweifel stammt sie aus der

Gewebemasse der „Linea alba“. Aber auch die Membrana zonosternalis (die als solche schon vor der Ausbildung der Arcizonie vorhanden ist) und die Sehne des M. supracoracoideus wie auch das Perichondrium der Partes coracoideae — besonders in der vorderen Gürtelregion — gehen kontinuierlich in die Membrana sternalis über (Taf. 4, Fig. 6; Taf. 5, Fig. 13, 14). (Die „trennende Membran“ von *Hynobius peropus* Boul. kann als eine vorderste, vom Hauptteil weitgehend getrennte Partie der Membrana sternalis betrachtet werden). Obwohl ein Übergang der hier einheitlichen Membrana sternalis in die Pars coracoidea vorliegt, ist diese Bezeichnung der ENGLER'schen vorzuziehen, weil die Beziehung zum Sternum viel deutlicher ist. Sie stellt ja für einen Teil des Sternum den Mutterboden dar. (Bei dem Thyroxin-Tier Th *i* ist die Membrana sternalis — wohl wegen der ausgedehnten Arcizonie — stark reduziert).

Mit der Membrana sternalis steht medial die Membrana zonosternalis in Verbindung. Diese letztere zeigt (auch beim geschlechtsreifen Axolotl) keine so deutliche Abgrenzung wie bei *Hynobius peropus* Boul.. Sie steht in enger Beziehung zur Sehne des M. supracoracoideus und zu den Fascien des M. procoraco-humeralis. Ihre Topographie zeigt Tafel 5, Figur 13, 14.

Am caudalen Gürtelende ist es nicht leicht möglich, eine Grenze zwischen Membrana zonosternalis, M. supracoracoideus und der Ursprungssehne des M. pectoralis festzustellen. In dem hier relativ engen Raum zwischen Peritoneum und Integument kommen alle diese genannten Elemente zur Ausbildung. Die Membrana zonosternalis besitzt in dieser Gegend eine ziemlich starke Verknorpelungstendenz. Sie kommt in der Bildung der Teilanlagen vom Labium ventrale zum Ausdruck. Die Verknorpelung beginnt in Kontinuität mit der Pars coracoidea und zwar meist an deren inneren Rande (Taf. 5, Fig. 12). Die Ausbildung des Sternum zeigt ziemlich starke Variation. Auf Stadium D, *d* 1, wurde die erste deutliche paarige Anlage des Sternum durch ein Paar Teilanlagen der Labia ventralia festgestellt (Taf. 4, Fig. 7, 8). Zu ihnen kann sich jederseits noch eine weitere Teilanlage gesellen. Bei *d* 1 ist ersichtlich (Taf. 4, Fig. 7, 8), dass die Fascien des M. rectus und die Sehne des M. pectoralis, sowie die feine Membrana zonosternalis in enger Beziehung zur Anlage des Labium ventrale stehen. Abbildung 20 zeigt, dass an dieser Stelle auch ein Myocomma des M.

rectus vorhanden ist. In enger Verbindung mit den medialen Rändern des M. rectus treten die mesenchymatösen Anlagen der Sternalstreifen auf und verknorpeln dann im wesentlichen von hinten nach vorn. Sie konvergieren craniad und verwachsen in der Folge innerhalb der Gewebemasse der „Linea alba". Die mehr seitlich gelegenen Teilanlagen des Labium ventrale („Blättchen"), welche durch die Membrana zonosternalis und die Ursprungssehne des M. pectoralis mit den Sternalstreifen verbunden sind (Taf. 5, Fig. 9, 10), vereinigen sich mit den letzteren. Aber auch die Sternalstreifen sind an der Bildung der Labia ventralia beteiligt. Bei *e* 3 gehen kräftige ventrale Auswüchse von den Sternalstreifen aus und erwecken den Eindruck, ganz aus ihnen heraus gewachsen zu sein. Die Bildung der Teilanlagen des Labium ventrale ist bei *e* 3 gegenüber der Entwicklung der Sternalstreifen stark verzögert. Letztere sind hier cranial noch nicht vereinigt. Im neu gebildeten Knorpel der Sternalstreifen können wie bei *Hynobius peropus* Boul. noch Fasern vom M. rectus gesehen werden.

Die Angaben Wiedersheim's (1890/92) über die Ausbildung von zwei gesonderten Sternalstreifen beim Axolotl sind somit bestätigt. Da ausserdem durch Hoffman (1936) für *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. und in der vorliegenden Arbeit für *Hynobius peropus* Boul. eine paarige Sternalanlage nachgewiesen worden ist, so dürfte die Auffassung Wiedersheim's (1890/92) von der im typischen Verhalten paarigen Anlage des Sternum der Urodelen bestätigt sein. Bei „*Salamandra*" traf er die typische Art der Entwicklung des Sternum nicht mehr so deutlich wie beim Axolotl, gibt aber dennoch auch für diese Form eine paarige Anlage des Sternum an. Bei *Molge (Triton) alpestris* Laur. dagegen fand er eine unpaare Anlage des Sternum. Engler (1929) bestätigt Wiedersheim's Befund für *Molge alpestris* Laur. und stellt auch für *Salamandra atra* Laur. eine unpaare Anlage fest. Bei *Salamandra maculosa* Laur. soll, abgesehen vom Fall einer „Abweichung vom normalen Gang der Entwicklung", die Anlage des Sternum jener von *Salamandra atra* Laur. entsprechen.

Eine Beteiligung der Pars coracoidea an der Bildung des Labium ventrale kann auf Grund der mitgeteilten Befunde für *Siredon mexicanum* Shaw nicht mehr in Abrede gestellt werden. Wiedersheim (1892) hat zwar die Auffassung von T. J. Parker (1890 *b*) und Howes (1891) von einer mehr oder weniger starken Beteiligung

der Partes coracoideae an der Bildung des Sternum energisch zurückgewiesen. Er schreibt im Anschluss an die Ausführungen über die Entwicklung des Sternum beim Axolotl: „Mit jener oben erwähnten sternalen Wucherungszone an den inneren Rändern der geraden Bauchmuskel treten die medialen Enden der Coracoide in nahe Berührung; allein in keinem Entwicklungsstadium kommt es zu einem Zusammenfluss zwischen beiden, und nichts weist darauf hin, dass das „Sternum" der Urodelen genetisch, bezw. phylogenetisch auf die Pars coracoidea des Schultergürtels zurückzuführen sei." T.J. PARKER (1890 *a*) berichtet: „In the tailed Amphibia the sternum has a double origin: A pair of cartilaginous bands appear in the Inscriptiones tendineae of the mm. recti abdominis, and a pair of narrow strips are separated off from the posterior borders of the coracoids. From these four elements the sternum is produced." T. J. PARKER leitet also nicht die beiden medial gelegenen Sternalstreifen von den Partes coracoideae ab, wie WIEDERSHEIM (1892) vorauszusetzen scheint. Dagegen sieht WIEDERSHEIM (1892) aber bezüglich der „lappigen Ausgestaltung des Sternums" in phylogenetischer Hinsicht im „M. pectoralis maior" ,,ein wesentliches Causalmoment". Tatsächlich ist, wie gezeigt wurde, in der Ontogenese eine sehr enge Beziehung zwischen der Ursprungssehne des M. pectoralis und den Labia ventralia festzustellen.

ENGLER (1929) fand bei einem Exemplar von *Salamandra maculosa* Laur. eine knorpelige Verbindung von Pars coracoidea und Sternalanlage und deutet sie als sekundäre Verwachsung. Das Sternum ist nach ihm ganz „costaler" Herkunft. Dementsprechend und auf Grund der Feststellungen von DE VILLIERS (1922) über die zonale Herkunft der „Blättchen" vom *Bombinator*-Sternum schreibt er: „Die Homologie zwischen dem *Bombinator*- und dem Urodelensternum wurde mit einem Schlag vernichtet." (Er glaubt, „*Bombinator* sei in der Entwicklung der Blättchen vom normalen Wege abgewichen").

HOFFMAN (1936) berichtet, bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. seien „the floors of the sternal pouches" ein zonales Produkt, wie bei *Bombinator* und *Alytes* (DE VILLIERS (1922)), und nach ENGLER (1929) bei *Salamandra maculosa* Laur.. ENGLER (1929)

schreibt aber: „Es geht daraus ohne weiteres hervor, dass das Sternum von *Salamandra maculosa* eine alleinige Bildung der Linea alba resp. des Musculus rectus ist...“.

Hier sind auch die Gedankengänge von Hanson (1919) zu erwähnen. Dieser Autor nimmt an, dass das Sternum „primitiver“ Tetrapoden, und wie er ausdrücklich bemerkt, auch von „*Siredon*“ eine Abgliederung von den Partes coracoideae darstelle. Zumindest in seiner vorderen Partie würde es danach in Kontinuität mit dem Gürtel angelegt. „The interesting feature to us is that the sternum lying immediately behind the overlapping epicoracoids also shows very distinctly two grooves corresponding exactly to those made by the overlying edges of the epicoracoids. It is the condition precisely to be expected of the sternum if it were in an early stage a posterior continuous extension of the cartilage, sharing in the overlapping, and then later had been cut off by sutures from the main element, but retaining these evidences of its formation from the two epicoracoids.“ (Hanson (1919)). Unter „grooves“ versteht Hanson die nach ventral durchscheinenden tiefsten Partien der Sulci coracoidei, welche craniad konvergieren und sich vorn überschneiden. Tatsächlich wird aber nur ein Teil des Materials für das Sternum, eben die Teilanlagen der Labia ventralia, vom Gürtel abgeschnürt. Der Grossteil des Sternum geht beim Axolotl aus den paarigen autochthonen Sternalstreifen hervor. (Seine spekulativen Überlegungen hat Hanson lediglich an die Abbildung vom Brustschulterapparat vom Axolotl bei Parker (1868) geknüpft).

Beim geschlechtsreifen Axolotl erscheint das Sternum ziemlich symmetrisch („This is the most symmetrical sternum to be seen amongst the Urodela“, Parker (1868)), obwohl in der Ontogenese vorübergehend starke Asymmetrien festgestellt werden können. Die Ausbildung der dorsalen Labien (sie sind bei *Hynobius peropus* Boul. Stadium E und bei *Siredon mexicanum* Shaw Th *i* viel ausgeprägter als bei den untersuchten Entwicklungsstadien vom Axolotl) dürfte mit der Funktion des M. pectoralis und der Überschiebung der Partes coracoideae, die bei der Landform einer festen Führung bedürfen, zusammenhängen.

e) **Biologische Anatomie.**

Der Brustschulterapparat der Urodelen zeigt in der Verschiedenheit seiner Ausbildung eine enge Beziehung zu Lebensweise und Körperform.

Es soll dies zunächst für *Siredon mexicanum* Shaw (Abb. 26) gezeigt werden.

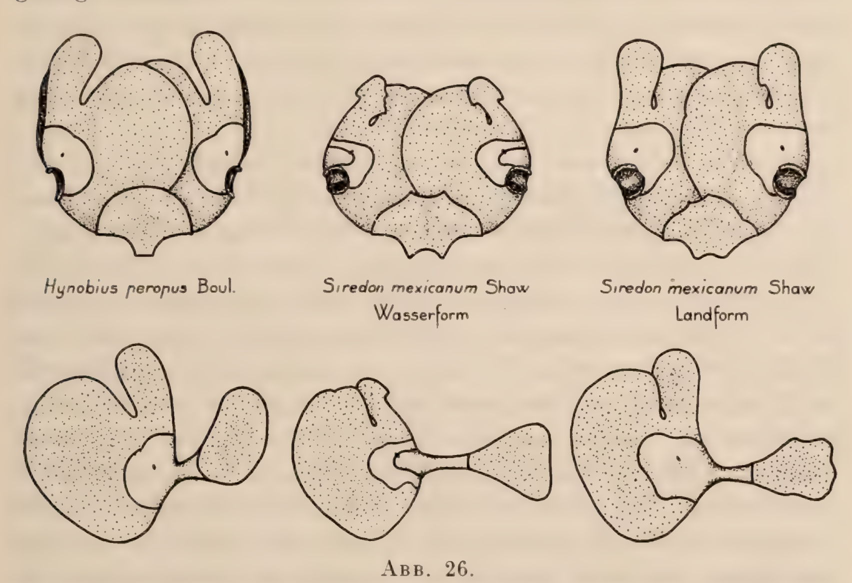


Abb. 26.

Brustschulterapparat von *Hynobius peropus* Boul., sowie von *Siredon mexicanum* Shaw, Wasser- und Landform: oben Ventralansicht, unten Ansicht eines Gürtelantimers von innen.

Bei der Wasserform ist der Gürtel breit und kurz. Die Überschiebung der Partes coracoideae ist nicht sehr stark (gewisse individuelle Schwankungen kommen jedoch vor). Die an ihrem medialen Rande unregelmässig gezackten Partes procoracoideae konvergieren craniad und sind schmal. Die Verknöcherung des Gürtels ist gering. Völlig verknöchert ist nur die Verbindung der ventralen Gürtelregionen mit der Pars scapularis und die Basis der letzteren. Dieses Verhalten zeigt auch eine Abbildung bei Parker (1868, Taf. VIII, Fig. 1). Ausserdem fand sich in der Gegend der Fossa articularis eine deutlich abgegrenzte Zone, die eine Einlagerung von Kalk zeigt. Ob bei noch älteren Axolotln diese Zone

verknöchert ist, entgeht meiner Kenntnis. Die Fossae articulares sind relativ klein.

Bei der Landform ist der Gürtel schmäler und länger, was z. T. mit der stärkeren Arcizonie gegeben ist, indessen sind die Partes coracoideae hier ausserdem relativ weniger breit. Die Partes procoracoideae zeigen cranial keine so starke Konvergenz und sind bedeutend breiter. Die Verknöcherung des Gürtels ist viel stärker. Die Fossae articulares sind gross. Das Sternum, das bei der Wasserform breit ist und vorne wie hinten eine Einbuchtung aufweist, zeigt hier einen schmäleren Habitus (es ist überdies viel weniger symmetrisch als das Sternum der Wasserform). Die Formänderung korrespondiert also mit jener des Gürtels.

Ohne Zweifel ist aus den genannten Verschiedenheiten eine Beziehung zu den besonderen Biotopen unseres Objektes zu ersehen. Die typische Gestalt des Axolotl ist fischförmig (*Siredon „pisciforme“*). Der Kopf geht kontinuierlich in den Rumpf über (vgl. Abb. 28 A). Das Tier hat keinen „Hals“. Bei der Landform dagegen ist eine „Halspartie“ deutlich erkennbar und dürfte teilweise vom Gürtel gestützt werden. Da der Gürtel der Landform allgemein tragfähiger sein muss, kommt es zu einer ausgeprägteren Arcizonie, zu stärkerer Verknöcherung und zur Bildung grösserer Fossae articulares für die kräftigeren Extremitäten. Die Modifikationen verschiedener Partien zeigen unzweifelhaft eine Beziehung zu den Umbildungen der Muskulatur. Es gilt dies unter anderem von der Pars procoracoidea, sowie vom Sternum. Bei letzterem dürfte die Formänderung sowohl mit der stärkeren Arcizonie als auch mit der kräftigeren Ausbildung des M. pectoralis im Zusammenhang stehen.

Für die erwähnten Verschiedenheiten darf ontogenetisch nicht bloss die Funktion dieses oder jenes Organes als verantwortlich betrachtet werden. Sie sind als Erscheinungen zu betrachten, die in enger Beziehung zur Metamorphose, bezw. zum Ausbleiben derselben stehen. Die Metamorphose führt zu einer Körperform, die als „ganzheitliche Einpassung“ (Kälin) des Organismus ins neue Milieu zu deuten ist. Diese Umgestaltung spielt sich hauptsächlich im Wasser ab.

Während bei verschiedenen Urodelen (wie *Proteus* und *Necturus*) keine Metamorphose eintritt, beginnen andere die Metamorphose (z. B. *Cryptobranchus*, *Amphiuma*) ohne sie zu vollenden. Wieder

andere werden zu ausgesprochenen Landformen umgebildet (*Salamandra maculosa* Laur., *Hynobius peropus* Boul.) [1]. Selbst innerhalb ein und derselben Art oder Unterart kommen diesbezügliche Verschiedenheiten vor. Der „echte" Axolotl soll in freier Natur nie zum Landleben übergehen, obwohl nach LAFRENTZ (1930) andere *Siredon*-Arten oder -Unterarten, die ihm sehr nahe stehen und in den gleichen Biotopen leben sollen, regelmässig zu Landformen umgebildet werden. Es sei ferner an die neotenischen Alpen-Molche (*Molge (Triton) alpestris* Laur.) von Andermatt erinnert (DE FILIPPI (1861)) und an die neotenische Form von *Siredon tigrinum* (Green) im Felsengebirge, die in anderen Verhältnissen normalerweise zum Landleben übergehen. Sowohl äussere wie innere Faktoren sind für die individuelle Einpassung in ein bestimmtes Milieu, im besonderen auch für die Metamorphose massgebend.

Im folgenden soll für verschiedene Urodelen auf jene Besonderheiten in der Gestaltung des im allgemeinen einförmigen Schultergürtels hingewiesen werden, in denen Beziehungen zur Metamorphose oder deren Ausbleiben vorliegen. Sie zeigen auch eine gewisse Korrelation zur typischen äusseren Körperform dieser Urodelen.

Die stärkere Verknöcherung des Gürtels bei Landformen erscheint notwendig, weil der Rumpf hier nicht mehr durch den Auftrieb des Wassers z. T. getragen wird und ausserdem durch „Stemmkriechen" oder „Schiebkriechen" (BÖKER (1935)) mittels der Extremitäten bewegt werden soll. Bei *Tylototriton verrucosus* And. ist, ähnlich wie bei *Salamandrina perspicillata* Savi, die Ossifikation besonders ausgeprägt. Ausser den in Abbildung 27 dargestellten Verknöcherungszonen im Schultergürtelantimer von *Tylototriton* sind nach RIESE (1891) in den hyalinknorpeligen Teilen starke Zonen von Kalkeinlagerungen vorhanden. Nach dem gleichen Autor soll *Pleurodeles waltli* Michah. *Tylototriton* in der Verknöcherung noch übertreffen (so sei z. B. die Pars scapularis vollständig verknöchert). *Pleurodeles waltli* Michah. soll hauptsächlich auf dem Lande leben, kann aber angeblich auch das ganze Leben im Wasser von Zisternen zubringen (GADOW (1901)). Starke Verknöcherungen bei Formen,

---

[1] Nach NOBLE (1931) ist folgende Reihenfolge in der Steigerung der Metamorphose festzustellen (soweit „the most obvious changes of metamorphosis" ins Auge gefasst werden): *Siren* und *Pseudobranchus*, *Proteus* und *Necturus*, *Cryptobranchus* („on which has begun its metamorphosis"), *Megalobatrachus* und *Amphiuma*.

die heute keine ausgesprochenen Landformen sind, könnten ein Hinweis auf eine ehemals stärkere Metamorphose, also möglicherweise phylogenetisch mitbedingt sein. In gewissen Fällen wäre vielleicht auch an eine „Vorbereitung“ zum Landleben zu denken. Seltsamerweise findet sich nach PARKER (1868) und NOBLE (1931) bei *Siren* eine flache Knochenbildung im caudalen Teile der ventralen Knorpelplatte, wie dies auf Abbildung 27 zu sehen ist (WIEDERSHEIM (1892) kennt hier nur „knorpelige Coracoide“). Leider fand ich vom Schultergürtel von *Siren* nur die von PARKER (1868) nach HYRTL und Ch. BELL kombinierte Abbildung. Wenn die *Sirenidae* stammesgeschichtlich von den *Salamandridae* abzuleiten sind, dann könnte vielleicht in dieser knöchernen Zone ein Restgebilde der früher stärker ossifizierten Partie gesehen werden [1]. GADOW (1901) berichtet im Anschluss an COPE bei *Siren* von einer „retrograde metamorphosis“. Die vorübergehend atrophierten Kiemen entwickeln sich wieder, aber die Tiere können auch später ohne Kiemen leben. NOBLE (1924) hat diese „retrograde metamorphosis“ näher diskutiert; nach diesem Autor (1931) ist bei *Siren* die (vorübergehende) Reduktion der Kiemen kein Anzeichen für das Eintreten der Metamorphose. Dennoch wurde verschiedentlich berichtet, dass *Siren* gelegentlich an Land gehe (z. B. GADOW (1901)), was auch nach NOBLE (1931) [2] zutrifft. Ferner weist das Integument der adulten *Siren* nach diesem Autor die „typical metamorphosed structure“ auf. Wenn auch die hinteren Extremitäten fehlen, so sind die vorderen doch bei weitem nicht so stark reduziert, wie jene von *Proteus* oder *Amphiuma*.

Eine noch grössere Knochenplatte als bei *Siren* hat PARKER (1868) in der Pars coracoidea von *Amphiuma* wiedergegeben, und ENGLER (1929) hat diese Abbildung übernommen. Bei WIEDERSHEIM (1892) findet sich hingegen die Angabe, *Amphiuma* besitze „rein knorpelige Coracoide“. (NOBLE (1931) berichtet bei den Urodelen nur von einer solchen Knochenbildung bei den *Sirenidae*).

Über die Ossifikationsverhältnisse des Gürtels bei verschiedenen Urodelen orientiert Abbildung 27.

Bei Landformen findet sich ausser einer stärkeren Ossifikation

---

[1] NOBLE (1931) bemerkt zu dieser Knochenbildung: „This must be considered a change parallel to that of frogs.“

[2] „*Siren*, however, frequently works its way through the densely matted vegetation bordering its native ponds“ (NOBLE (1931)).

des Gürtels meistens auch eine stärkere Arcizonie. Fehlende Arcizonie wird auf alle Fälle nur bei Wasserformen wie *Proteus* oder *Amphiuma* erwähnt. Bei *Necturus* überlagern sich nur die cranialen Enden der Partes coracoideae (Wiedersheim (1892), Hoffman (1936)). (Die Wiedergabe der entsprechenden Abbildung nach

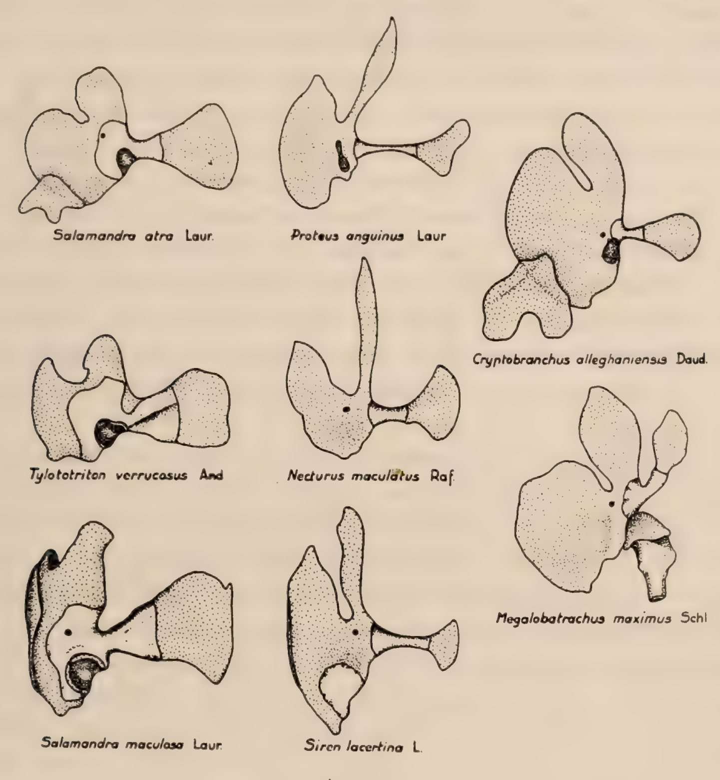


Abb. 27.

Schultergürtelantimeren von verschiedenen Urodelen: *Salamandra atra* Laur. nach Engler (1929); *Tylototriton verrucosus* And. nach Riese (1891); *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. nach Hoffman (1936). Die übrigen Abbildungen nach Parker (1868).

Wiedersheim durch Engler (1929) ist ungenau). Als Beispiel für eine Landform mit enormer Arcizonie ist *Hynobius peropus* Boul. zu erwähnen. Die Arcizonie macht den Gürtel tragfähiger und steht in direktem Zusammenhang mit der stärkeren Ausbildung der Brustschultermuskulatur.

Dass im Schultergürtel auch Korrelationen zur typischen äusseren Körperform zum Ausdruck kommen, zeigt ein Vergleich des Gürtels verschiedener Wasserformen: Der Axolotl hat einen breiten Gürtel; der schlankere *Necturus*, die aalförmigen *Proteus* und *Siren* zeigen starke Kataplasie der Gürtelteile. (Der Gürtel von *Amphiuma*, wie er durch die Abbildung bei Parker (1868) angedeutet wird, scheint nicht nur bezüglich der Verknöcherung, sondern auch bezüglich der Formverhältnisse einer neuen Überprüfung zu bedürfen). Parallel zur Rückbildung der Extremitäten geht die Reduktion der Arcizonie und die Kataplasie der verschiedenen Schultergürtelregionen. In dieser Hinsicht könnte man etwa folgende Reihe aufstellen: *Proteus-Necturus-Siren-Cryptobranchus* und *Megalobatrachus-Siredon*. Der Axolotl weist — ähnlich wie die *Cryptobranchidae* — im Vergleich zu anderen Wasserformen grosse Partes coracoideae auf. Die Partes procoracoideae dagegen sind schmal, wie allgemein bei Wasserformen; sind diese aalförmig, dann ist die Pars procoracoidea auch langgestreckt (Abb. 27), was zweifellos mit der Körperform in Zusammenhang steht.

Die Pars scapularis ist bei den Wasserformen meistens klein. *Siredon mexicanum* Shaw bildet eine Ausnahme. Hier zeigt die Landform eher eine kleinere Pars scapularis. Es steht dies in Korrelation zur geringeren dorsoventralen Körperhöhe. Die unregelmässige Form des Schulterblattes scheint auf Rückbildung hinzuweisen. Im Gegensatz zu den Wasserformen haben die Landformen im allgemeinen eine ausgedehntere Pars scapularis (Abb. 27). Sie dient nicht nur als Ursprung für einen Teil der kräftigen Schultermuskulatur, sondern auch zur seitlichen Festigung der vorderen Rumpfregion.

Bei *Hynobius peropus* Boul. ist die Pars scapularis dorsal nach vorne umgebogen (Abb. 11 *b*, 26), was wiederum mit der Muskulatur und der Körperform zusammenhängt (vgl. Abb. 28 B). Das Gleiche habe ich bei dem Hynobiiden *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) festgestellt, bei dem im übrigen lange schmale Partes procoracoideae und relativ schmale Partes coracoideae mit geringer Arcizonie vorliegen; die Verknöcherung des Gürtels reicht bis zur Mitte des Foramen diazonale. Das Sternum gleicht annähernd demjenigen von *Hynobius peropus* Boul., ist aber wesentlich breiter als lang. *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) zeigt damit einen interme-

diären Zustand zwischen Land- und Wasserformen, was auch für die Rumpfmuskulatur zutrifft [1].

Bei *Megalobatrachus maximus* (Schleg.) und *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. hat Parker (1868) dorsal eine Abbiegung der Pars scapularis nach vorne angegeben. Bei der entsprechenden Abbildung von *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. durch Hoffman (1936) ist davon nichts zu bemerken (Abb. 27).

In Bezug auf die fortschreitende Ausbildung des Sternum lässt sich gesamthaft etwa folgende Reihe aufstellen: *Proteus* und *Amphiuma* (beide ohne Sternum) — *Necturus* — *Siren* — *Cryptobranchus* und *Megalobatrachus* — *Siredon mexicanum* (Wasserform) — Landformen. Zwischen der Entwicklung des Sternum (wie auch dem Grade der Arcizonie sowie der Stärke des M. pectoralis) und dem Biotop der einzelnen Formen lassen sich deutlich Beziehungen feststellen. Wiedersheim (1892) dachte bei *Proteus* an einen sekundären Verlust des Sternum, zu dem die Reduktion der freien Extremitäten den Anstoss gegeben haben soll. — Im folgenden seien einzelne Formen kurz besprochen.

Proteus: Ein Querschnittbild durch die Schultergürtelregion eines jungen Exemplars (130 mm Länge), wie es von Wiedersheim (1892, Atlas, Taf. XIV, Fig. 145) wiedergegeben wurde, zeigt an Stelle des fehlenden Sternum eine „Sehnenhaut" oder „sehnige Platte" („fibröse Platte"), durch welche der paarige M. rectus profundus medial verbunden wird. Der „M. pectoralis maior" soll von dieser „Sehnenhaut" entspringen. (Im Atlas nennt Wiedersheim auch die Sehne des „M. pectoralis maior" „Sehnenhaut"). „Diese Sehnenhaut liegt ... genau an derselben Stelle, wo bei *Menobranchus* und bei den übrigen Urodelen ein Verknorpelungsprozess Platz greift, welcher bei letzteren zur Sternalbildung führt" (Wiedersheim (1892)).

Necturus (Menobranchus): Diese Form ist schon seit langem berühmt wegen der angeblich verknorpelten Myocommata in der Gürtelregion (Wiedersheim (1892), Atlas, Taf. XIV, Fig. 146). Die schon erwähnte Wiedergabe dieser Abbildung bei Engler (1929) ist auch in dieser Beziehung ungenau. Im Bereich der „vorletzten"

---

[1] Dunn (1923) berichtet nach Tago (1907) über *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn): „Although they dislike a great deal of sun and dry places they wander far from their lairs at night or during rain, and often go into the water, or go up to a mountain summit by a stream..."

Verknorpelung liegt nach WIEDERSHEIM das „kleine Sternum“, worunter wohl die mediale, stärkere Ausdehnung des Knorpels von einem Myocomma gemeint ist. Anderseits schreibt WIEDERSHEIM (1892) es seien „potentiell 3—4 Sternalanlagen“ vorhanden. Die genannten Knorpelbildungen hat dieser Autor unter fünf Fällen einmal gefunden. Neuerdings teilt HOFFMAN (1930/36) mit, dass die von WIEDERSHEIM (1892) abgebildeten angeblichen Verknorpelungen nicht existierten: „I never believe in such chondrifications and I therefore embedded and microtomised the supposed chondrification-bearing regions of several adult specimens of *Necturus* and *Cryptobranchus*. It was found that there exists a thick fold on the inner side of the body wall, more or less opposite the inscriptiones tendineae. Such folds strange enough, are only found opposite the myocommata of the sternal region. In *Cryptobranchus*, in which the sternum is well developed, the folds occur in the same region as in *Necturus*“ (HOFFMAN (1936)). Es läge danach eine Verwechslung mit Bindegewebe vor, da eine Knorpelbildung nach HOFFMAN nicht vorhanden ist. Dagegen hat dieser Autor eine paarige Bildung in der „Linea alba“ gefunden, die er als „potentielles Sternum“ ansieht. „Wat die larvale toestand betref mag miskien beweer word, dat ons by *Necturus* 'n potensiële sternum aantref, in die vorm van parige selverdigtinge in die linea alba“ (HOFFMAN (1936)).

Siren: Hier soll das Sternum vor allem in die Breite entwickelt sein (WIEDERSHEIM (1892)) und in einen caudalen Fortsatz auslaufen.

Bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. (*Menopoma*) hat GÖTTE (1877) in der Sternalgegend eine ähnliche Gruppe von verknorpelten Myocommata angegeben wie bei *Necturus*; (siehe darüber das Zitat von HOFFMAN (1936) bei *Necturus*). Die Taschen des Sternum dürfen hier nach letzterem nicht als „funktionslos“ betrachtet werden [1]. Nach C. K. HOFFMANN (1873-78) zeigt das Sternum bei *Megalobatrachus maximus* Schleg. (*Cryptobranchus japonicus*) „eine Spalte, aber diese Spalte reicht lateralwärts nicht tief genug, um die Coracoidplatten aufzunehmen...“

---

[1] „Hoewel ENGLER (1929) beweer dat die sternaalsakke by *Cryptobranchus* nog nie funksioneer nie, blyk dit duidelik uit figuur 9, 'n dwarssnit deur 'n larve van *Cryptobranchus* van 49 mm. lengte, dat die sternaalsakke hier goed ontwikkel is.“ (HOFFMAN (1936)).

Über das Sternum von *Siredon mexicanum* Shaw, Wasserform, wurde eingehend berichtet.

Was die Sternalbildungen bei Landformen betrifft, sei auf die Arbeit von ENGLER (1929) (*Salamandra* und *Molge*) hingewiesen, ferner auf die Ausführungen über *Hynobius peropus* Boul. und die Landform von *Siredon mexicanum* Shaw in der vorliegenden Arbeit.

Die Verhältnisse bei verschiedenen Urodelen lassen deutlich erkennen, dass eine Beziehung zwischen der systematischen Stellung (p. 456) der Urodelengruppen und der Ausbildung des Sternum nicht existiert. Phylogenetisch-primär sternumlose Urodelen gibt es wahrscheinlich nicht. Die Wasserformen sind vorwiegend evoluierte Formen, die sekundär zum dauernden Wasserleben „zurückgekehrt" sind. So dürfen die Sternalverhältnisse hier nicht als stammesgeschichtlich-primär betrachtet werden. Bei den „primitivsten" bekannten Urodelen (*Hynobius*, *Cryptobranchus*, *Siredon*) ist ein Sternum vorhanden. Ontogenetisch betrachtet, steht es bei diesen Formen in enger Beziehung zum M. rectus, zur Brustmuskulatur, zum fibrösen Gewebe der „Linea alba", zur Membrana zonosternalis und bei *Siredon mexicanum* Shaw sowie bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. (HOFFMAN (1930/36)) z. T. zur Pars coracoidea. Die Tatsache, dass bei Landformen ein wohlausgebildetes Sternum vorliegt, bei Wasserformen dagegen dieses Element einfacher gebaut ist (vgl. Querschnittzeichnungen Abb. 14, 25) oder sogar fehlt, zeigt, dass sich die Einpassung ins Land- oder Wasserleben auch an diesem Organ auswirkt.

Von den drei bekannten vergleichend-anatomischen Deutungen des Sternum hat noch in neuerer Zeit die Lehre vom „costalen" Ursprung für die Amphibien Verfechter gefunden. ENGLER (1929) schreibt im Anschluss an DE VILLIERS (1922): „Das Sternum ist eine alleinige Bildung der Linea alba, also costalen Ursprungs." Nach DE VILLIERS (1922/25) wären „Linea alba", M. rectus, Myocommata und Rippen „histologisch ganz homologe Gebilde". Aber bei den Urodelen ist im besonderen wiederholt auf die kurzen Rippen aufmerksam gemacht worden, welche an der Ausbildung des Sternum nicht direkt beteiligt sein können. Selbst wenn die Vorfahren der Urodelen im Besitze langer Rippen gewesen sein sollten, ergäbe sich daraus noch kein Beweis für eine phylogenetisch-costale Herkunft des Sternum. Und dass das Sternum, wie die Rippen, in z. T. übereinstimmenden skelettogenen Schichten zur

Ausbildung kommt, besagt lediglich, dass eine gewisse Ähnlichkeit ihrer Topographie vorliegt. Nach dem heutigen Stande der Untersuchungen ist es dabei doch wahrscheinlich, dass das Urodelensternum phylogenetisch-primär paarig angelegt wurde.

Fuchs (1927) glaubt, „dass in der Phylogenese des Sternums der Schultergürtel, insbesondere seine ventralen Teile, als Materiallieferer eine viel grössere Rolle gespielt hat, als man in der vergleichenden Anatomie gemeinhin annimmt und bisher ganz allgemein angenommen hat.“ Die Beteiligung zonaler Elemente an der Ontogenese des Sternum ist unter den Anuren für *Bombinator* und *Alytes* durch de Villiers (1922), unter den Urodelen für *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. durch Hoffman (1930/36) und für *Siredon mexicanum* Shaw in dieser Arbeit nachgewiesen worden. Damit ist auch die Möglichkeit, dass das Sternum der Urodelen phylogenetisch-primär doppelter Herkunft sei, nicht mehr von der Hand zu weisen. Es würde sich dann ursprünglich um eine paarige zonale und eine paarige autochthone Komponente handeln (Sternalstreifen und Teilanlagen des Labium ventrale von *Siredon mexicanum* Shaw).

VI. ÜBER DIE HYPAXONISCHE RUMPFMUSKULATUR DER URODELEN.

A. Historisches.

Von Maurer (1891/1911) stammen die wichtigen Arbeiten über die ventrale Rumpfmuskulatur der Urodelen. Über die Bedeutung dieses Untersuchungsobjektes äussert er sich folgendermassen: „Die lehrreichste Wirbeltiergruppe in Bezug auf die Zusammensetzung der Bauchmuskulatur ist entschieden die der urodelen Amphibien, weil wir bei diesen zum ersten Male einen Faktor wirken sehen, der, wie schon Joh. Müller hervorhob, gerade für die Rumpfmuskulatur von grosser Bedeutung ist. Es ist dies der Übergang vom Wasser- zum Landleben und die dadurch bedingte Veränderung in der Art der Fortbewegung und der Atmung“ (Maurer (1891)). Maurer zeigte, dass hier ein Grundplan besteht, der einerseits den Anschluss der Urodelen an die Fische gestattet und anderseits auf die Zustände bei den Reptilien vorbereitet.

Abgesehen vom M. rectus lateralis und M. subvertebralis sind im

allgemeinen vier Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur vorhanden. Sie zeigen konstanten Faserverlauf. Von aussen nach innen folgen:

M. obliquus externus superficialis; Faserverlauf: ventrocaudad, steil.
M. obliquus externus profundus; Faserverlauf: ventrocaudad, weniger steil.
M. obliquus internus; Faserverlauf: ventrocraniad, weniger steil.
M. transversus; Faserverlauf: ventrocraniad, steil.

Die Rectus-Muskulatur besteht aus zwei Muskelschichten, aus dem M. rectus superficialis und dem M. rectus profundus, beide mit mehr oder weniger „geradem" Faserverlauf. Der M. rectus profundus wird durch die ventrale Partie der beiden mittleren Seitenschichten (M. obliquus externus profundus und M. obliquus internus) gebildet. Ausnahmsweise kann dieser Muskel von den seitlichen Schichten getrennt werden und einen selbständigen M. rectus profundus bilden.

Wichtig ist die Unterscheidung in primäre und sekundäre Muskeln. „Unter primären Muskeln verstehe ich solche, welche sich direkt von der Muskelplatte des Urwirbels entwickeln, während die sekundären als Abspaltungsprodukte von diesen primären gebildet werden" (MAURER (1891)). Primäre Muskeln sind: M. obliquus internus, M. obliquus externus profundus und M. lateralis; sekundäre: M. obliquus externus superficialis, M. transversus, M. rectus superficialis und M. subvertebralis. Es lässt sich eine Weiterbildung der Muskeln in zwei Richtungen feststellen: 1. Verminderung der vier Schichten (*Cryptobranchus*, *Salamandra*); 2. Aufgabe der metameren Gliederung der Muskeln unter Schwund der Myosepten (dies betrifft besonders den M. transversus, es lässt sich aber auch am M. obliquus externus superficialis feststellen).

Besonders drei Arten von „Anpassung" der Muskulatur betont MAURER (1911): 1. „Anpassung an die Lebensweise". Bei Wasserformen ist die primäre Muskelgruppe stark entwickelt (*Necturus*, *Siredon* usw.), bei Landformen die sekundäre (*Salamandra*). (Für die Lokomotion von Bedeutung ist u. a. die Ausbildung feinerer Muskelfasern in der sekundären Muskelgruppe, wodurch diese leistungsfähiger wird). 2. „Anpassung an die Körperform". Unter Wasserformen zeigt sich primitives Verhalten der Muskulatur bei gedrungenem Körperbau (*Siredon*), abgeleitetes Verhalten dagegen bei aalartiger Körperform (*Amphiuma*, *Proteus* usw.). 3. „Anpassung an die Art der Fortpflanzung". Sie soll in der Ausbildung eines selbständigen riemenförmigen M. rectus profundus als Tragmuskel für die Uterusschläuche zum Ausdruck kommen (*Salamandra*).

HOFBAUER (1934), der sich im wesentlichen die Mühe nimmt, die Modifikationen der Rumpfmuskulatur zu studieren, welche durch die Art der „Fortbewegung im Wasser und des langsamen Schreitens auf festem Boden" bedingt sein sollen, stellt bei ,,vollkommen entwickelten Urodelen" drei Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur fest. M. obliquus externus superficialis, M. obliquus externus profundus und „M. internus

transversus“. Die Bauchmuskulatur wird gebildet durch: M. rectus superficialis und M. rectus profundus. Der Faserverlauf des M. obliquus externus profundus, wie auch des „M. internus transversus“ variiert stark. Für Landformen soll gelten: der M. obliquus externus superficialis hat gleichen Faserverlauf wie der M. obliquus externus profundus. Die innerste Schicht ist schwach entwickelt. Der M. rectus superficialis und der M. rectus profundus sind als gesonderte Muskeln vorhanden. Für Wasserformen soll gelten: der M. obliquus externus superficialis und der M. obliquus externus profundus haben entgegengesetzten Faserverlauf. Beide Schichten sind stets kräftig. Der M. rectus superficialis ist ebenfalls kräftig. Der M. rectus profundus ist nicht gesondert. Der M. obliquus externus profundus wird von Hofbauer irrtümlicherweise gelegentlich „M. obliquus internus“ genannt.

B. Eigene Untersuchungen.

Im folgenden schliesse ich mich an die Terminologie von Fürbringer (1873) und Maurer (1891) an. Übersichtshalber seien hier die Bezeichnungen Maurer's (1891) für die ventrale Rumpfmuskulatur zusammengestellt. In () sind die Benennungen von Nishi (1938) angegeben.

M. obliquus externus superficialis (M. obliquus subcutaneus).
M. obliquus externus profundus (M. obliquus externus).
M. obliquus internus (M. obliquus internus).
M. transversus (M. transversus).
M. rectus superficialis (M. rectus subcutaneus).
M. rectus profundus (M. rectus proprius).

a) ***Siredon mexicanum*** **Shaw.**

Bei der Wasserform von *Siredon mexicanum* Shaw (Axolotl) liegt kräftige Ausbildung der primären Muskelgruppe vor. Es sind vier Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur vorhanden, nicht drei, wie Hofbauer (1934) für „vollkommen entwickelte Urodelen“ angibt (z. B. *Necturus maculatus*, „*Amblystoma tigrinum*“ usw.). Die beiden äusseren Schichten (M. obliquus externus superficialis und M. obliquus externus profundus) haben gleiche Verlaufsrichtung (ventrocaudad), und auch die beiden inneren Schichten (M. obliquus internus und M. transversus) stimmen in der Faserrichtung miteinander überein; die Fasern verlaufen jedoch, im Gegensatz zu

den beiden äusseren Schichten, ventrocraniad. Äusserste und innerste Schicht (M. obliquus externus superficialis und M. transversus) zeigen steileren Faserverlauf als die zweite und dritte Schicht (M. obliquus externus profundus und M. obliquus internus). Die Rectus-Muskulatur wird durch einen kräftigen M. rectus profundus (d. h. den ventralen Abschnitt der mittleren Schichten) und durch einen schwächer entwickelten M. rectus superficialis gebildet, der feinere Faserbündel aufweist als der M. rectus pro-

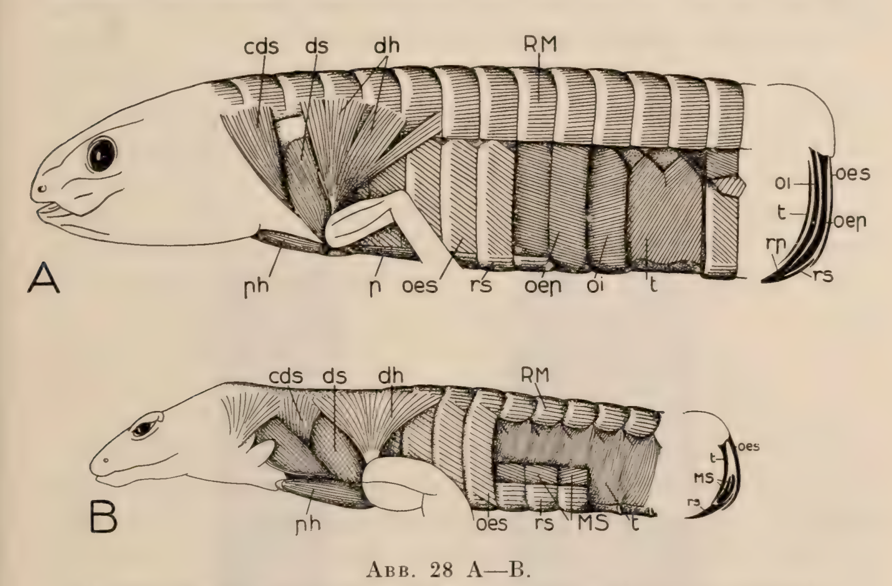


Abb. 28 A—B.

Ventrale Rumpfmuskulatur und Schultermuskulatur von lateral: A. *Siredon mexicanum* Shaw (Wasserform); B. *Hynobius peropus* Boul.

fundus. Diese Befunde stimmen mit den Angaben Maurer's (1891) überein. Eine kleine Abweichung von seinen Feststellungen betrifft den M. rectus profundus. Maurer (1891) schreibt: „Der tiefe Rectus hört mit freiem Rande auf, seine Grenze ist an der Innenfläche der Bauchwand durch ein Gefäss gekennzeichnet.“ Ich fand jedoch beim Axolotl in der am meisten ventral gelegenen Portion der Bauchmuskulatur eine kontinuierliche Masse, die etwas weiter lateral eine allmähliche Scheidung in einen M. rectus profundus und einen M. rectus superficialis erkennen lässt. Auch eine Schnittserie durch diese Region liess keine mediale Trennung in zwei Schichten erkennen. Die Schilderung Maurer's (1891) bezieht sich

auf „*Siredon* alt"; es liegt daher nahe anzunehmen, dass in dem mir vorliegenden Material die Differenzierung der Rectus-Muskulatur noch nicht abgeschlossen ist (Abb. 28 A, 29 A).

Bei der Landform ist die primäre Muskulatur schwach ausgebildet. Es gilt dies ganz besonders vom M. obliquus internus. Die Segmentierung am M. transversus erscheint im Gegensatz zur Wasserform (wo sie nur in der dorsalen Region dieser Schicht

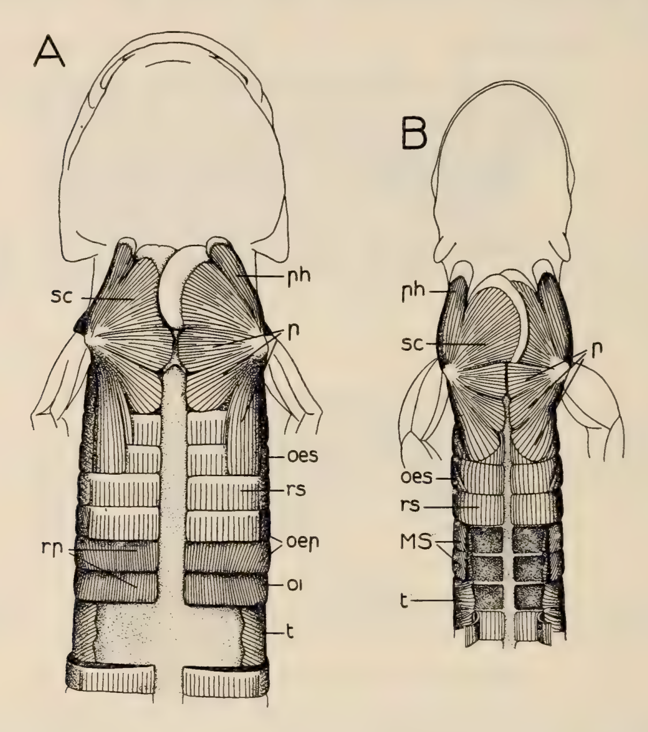


Abb. 29 A—B.

Ventrale Rumpfmuskulatur und Brustmuskulatur von ventral:
A. *Siredon mexicanum* Shaw (Wasserform); B. *Hynobius peropus* Boul.

zutage tritt) durchgehend. Der M. rectus superficialis ist hier kräftig entwickelt und reicht deutlich weiter mediad als der M. rectus profundus. (Es scheint, als ob bei der Metamorphose der am weitesten ventral gelegene Teil des M. rectus profundus von den übrigen Faserbündeln gelöst würde, um mit dem bisherigen M. rectus superficialis eine Einheit zu bilden). Von den mittleren

Schichten (M. obliquus externus profundus und M. obliquus internus) ist bei der Landform im vorderen Bereich die ventrale Partie getrennt.

Hofbauer (1934) fand bei „*Amblystoma tigrinum*" — wie bei den übrigen von ihm untersuchten Urodelen — nur drei Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur. Möglicherweise hat er den M. obliquus internus übersehen, was der Faserverlauf der von ihm dargestellten Schichten vermuten lässt. Auch Maurer (1891) hatte „*Amblystoma*" untersucht (er versteht darunter eine Landform, *Siredon tigrinum* (Green) ?). Er hebt hervor, dass im Gegensatz zu *Salamandra* bei „*Amblystoma*" vier Schichten zu finden sind. Ich kann diese Angaben Maurer's vollauf bestätigen. Auch bei der Landform greifen im übrigen die Fasern des M. obliquus externus superficialis nicht über die Rückenmuskulatur hinaus und der M. transversus ist deutlich von der dorsalen Muskulatur abgegrenzt. Er entspringt wie bei der Wasserform in Zacken, was nach Maurer allgemein für Perennibranchiaten gelten soll.

b) ***Hynobius peropus*** **Boul.**

Die Verhältnisse der ventralen Rumpfmuskulatur bei *Hynobius peropus* Boul. erinnern an die Darstellung Maurer's von *Salamandra*. Um eine Gegenüberstellung zu ermöglichen, sei nach Maurer (1891) eine kurze Übersicht über *Salamandra* geboten. Beim erwachsenen Salamander sind (es gilt dies in erster Linie von *Salamandra maculosa* Laur.) bloss drei seitliche Muskelschichten vorhanden. Auf den sehr kräftigen M. obliquus externus superficialis folgt eine mehrfach unterbrochene Lage von Muskelfasern, in denen der M. obliquus externus profundus zu erkennen ist. Der M. obliquus internus (der bei der Larve leicht als solcher zu erkennen ist) tritt in Beziehung zum wiederum kräftigen M. transversus und bildet dann einen Teil von seiner am meisten dorsal gelegenen Partie; der übrige Teil scheint rückgebildet zu sein. Auf Grund der Feststellungen während der Metamorphose (und auf Grund des Befundes über das Verhalten der Nerven) liegt also keine vollständige Rückbildung dieser Schicht vor. Durch eine sekundäre Verschmelzung des Restes vom M. obliquus internus mit den dorsalen Faserbündeln des M. transversus kommt indirekt ein Zusammenhang auch des

M. transversus mit der dorsalen Rumpfmuskulatur zustande [1]. Der M. rectus profundus, der an den M. obliquus externus profundus ventral anschliesst, ist selbständig geworden. „Dieser Muskel ... bietet das einzige Beispiel, dass ein durchweg metamerer Muskel (er ist von regelmässig sich folgenden Myosepten durchsetzt) sich ganz frei gemacht hat von der Verbindung mit den Myosepten der übrigen ventralen Rumpfmuskeln und dadurch auch selbständige Beweglichkeit erreicht hat" (Maurer (1911)) [2]. Der M. rectus superficialis ist sehr mächtig geworden. Sein lateraler Teil bedeckt den M. rectus profundus.

Die ventrale Rumpfmuskulatur von *Hynobius peropus* Boul. zeigen die Abbildungen 28 B und 29 B. Wie bei *Salamandra* bildet hier ein kräftiger M. obliquus externus superficialis die äusserste Schicht. Sie greift sowohl über die Rückenmuskulatur, wie auch über den dorsalen Rand des M. rectus superficialis hinaus. Wird die genannte Schicht entfernt, so zeigt sich ein ungewöhnliches Bild. Es wird sofort die obere Hälfte des M. transversus sichtbar. Über dessen unterer Partie liegt dagegen ein z. T. vom M. rectus superficialis überdeckter, kräftiger Muskelstrang, der aussen einen ventrocaudaden Faserverlauf zeigt (wie er dem M. obliquus externus profundus zukommt). Die untere Partie dieses Muskelstranges ist vollständig überdeckt von einem starken M. rectus superficialis. Letzterer reicht weiter ventral als der genannte Muskelstrang. Als innerste Schicht ist ein etwas kompliziert gebauter, stark entwikkelter M. transversus vorhanden. Die Fasern verlaufen hier z. T. ventrad zu den Myosepten des M. rectus superficialis; so wird eine Verbindung mit dem M. rectus superficialis erreicht. Andere Fasern erreichen die Myosepten der Rückenmuskulatur und greifen pro parte über die letzteren hinaus; (ausser bei adulten Exemplaren liess sich dies auch schon bei einem ca. 47 mm langen Exemplar (*e* 2) im Schnitt erkennen). Ein Teil der Fasern wird dorsal von Myocommata durchsetzt. Der M. transversus weist keine durchgehende Segmentierung auf.

---

[1] Nach Versluys (1927) wäre nur ein M. obliquus externus vorhanden, nach Nishi (1938) dagegen wäre der M. transversus nicht als separate Schicht ausgebildet. Die Auffassung Maurer's (1891/1911) dürfte den Tatsachen wahrscheinlich am ehesten gerecht werden.

[2] Bei der Landform von *Siredon mexicanum* Shaw gilt dies vom vorderen Teile dieses Muskels.

Für *Hynobius peropus* Boul. haben sich also zunächst folgende Schichten bestimmen lassen: M. obliquus externus superficialis, M. transversus und M. rectus superficialis. Es entsteht nun die Frage, ob der erwähnte Muskelstrang dem „M. rectus profundus“ von *Salamandra* (MAURER (1891)) homolog ist. Wenn diese Homologie bestünde, erhielte das nach MAURER (1911) einzigartige Verhalten des M. rectus profundus bei *Salamandra* ein Gegenstück unter den Hynobiiden, wobei insofern noch eine Besonderheit vorläge, als auch der M. obliquus externus profundus nicht mehr vorhanden wäre. *Hynobius peropus* Boul. hätte dann bloss zwei Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur. Ich sehe aber in diesem Muskelstrang nicht bloss den M. rectus profundus, sondern eine gemeinsame Bildung des M. obliquus externus profundus, des M. obliquus internus und des M. rectus profundus. Der Faserverlauf an der inneren Seite des Muskelstranges entspricht dem des M. obliquus internus, und eine Schnittserie lässt auch beim erwachsenen *Hynobius peropus* Boul. eine ziemlich weitgehende Trennung von dorsal in zwei Schichten erkennen. Die Trennung ist tiefer als jene, welche von MAURER (1891) für den „M. rectus profundus“ bei *Salamandra maculosa* Laur. angegeben wird.

Aus Schnittserien durch Entwicklungsstadien von *Hynobius peropus* Boul. ergibt sich, dass dieser Muskelstrang als solcher durch Umgestaltung der primären Muskelschichten entsteht. Auf Stadium B erstrecken sich die beiden primären Muskelschichten der Seitenrumpfmuskulatur (M. obliquus internus und M. obliquus externus profundus) bis in die Rückenmuskulatur hinein (Abb. 30 *b*); ventral gehen sie kontinuierlich in den M. rectus profundus über. Auf den folgenden Stadien ist nicht nur das Auftreten der sekundären Muskelschichten zu beobachten (Abb. 30 *c*), sondern auch eine Rückbildung der dorsalen Portion des M. obliquus externus profundus. Es handelt sich um eine Loslösung der oberen Partie dieser Muskelschicht. Sie tritt in Beziehung zum M. obliquus externus superficialis (Abb. 30 *d*, *e* 1). Bei *e* 2 lässt sich auch beim M. obliquus internus eine Scheidung in zwei Portionen, eine dorsale und eine ventrale, beobachten (Abb. 30 *e* 2). Ausserdem werden ca. 1 mm hinter dem Sternum die Fasern der dorsalen Partie dieses Muskels steiler und zugleich tritt eine Beziehung zum M. transversus auf. Gleichzeitig wird bei der Rectus-Muskulatur der M. rectus superficialis selbständig (Abb. 30 *e* 2).

Diese Beobachtungen erwecken den Eindruck, dass es sich bei dem erwähnten Muskelstrang vom adulten *Hynobius peropus* Boul. um den „Stamm" der primären Muskelschichten handelt und nicht bloss um den M. rectus profundus. Dadurch, dass Partien dieses „Stammes" an die sekundären Muskelschichten abgegeben wurden, sind letztere sehr kräftig geworden.

Bei *Hynobius peropus* Boul. dürfte damit die Reduktion und Umbildung der primären Muskelschichten von allen bis dahin untersuchten Urodelen am weitesten fortgeschritten sein.

Der Befund an einem erwachsenen *Hynobius naevius* (Schleg.)

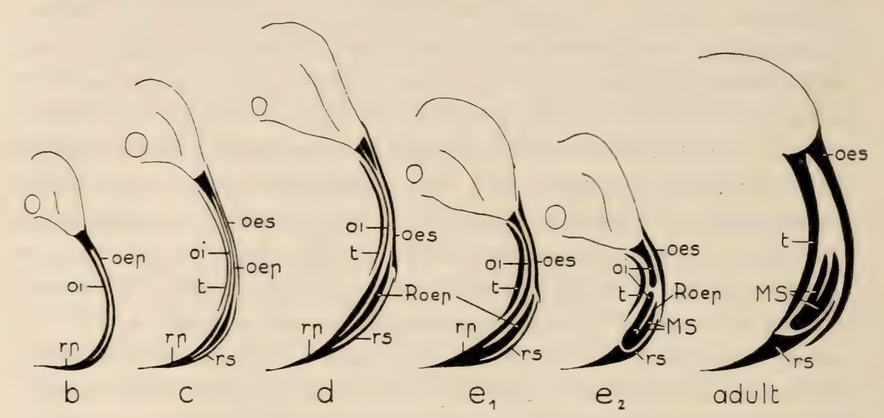


Abb. 30. — *Hynobius peropus* Boul.
Ventrale Rumpfmuskulatur im Querschnitt.
b—*e* 2 Bezeichnungen der Individuen.

stimmt im wesentlichen mit dem Ergebnis an *Hynobius peropus* Boul. überein. Die ventrale Rumpfmuskulatur ist indessen schwächer ausgebildet, und Myosepten laufen aussen am M. transversus von dorsal nach ventral bis zum oberen Rande des auch hier vorhandenen kräftigen „Stammes" der primären Muskelschichten.

Die Verhältnisse bei *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) entsprechen nach meinen Beobachtungen nicht denen von *Hynobius*, sondern eher denen des Axolotl, wobei jedoch der M. obliquus internus hier schwach, der M. obliquus externus profundus dagegen wieder stark ist. Auch der M. rectus superficialis ist kräftig entwickelt.

c) Biologische Anatomie.

Die Angaben von Maurer (1891/1911) und Hofbauer (1934) über die hypaxonische Rumpfmuskulatur weichen in verschiedener Hinsicht voneinander ab. Es betrifft dies vor allem die Unterschiede zwischen Land- und Wasserformen. Die Verschiedenheit der Auffassung ist besonders bedingt durch die Ansicht Hofbauer's (1934), es seien bei „vollkommen entwickelten Urodelen" drei Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur vorhanden. Es ist dagegen mit Maurer (1891/1911) zu betonen, dass im allgemeinen vier Schichten vorliegen [1]. Offenbar wurde von Hofbauer die am schwächsten ausgebildete Muskelschicht übersehen, was bei gewissen von ihm untersuchten Formen wie *Necturus* einigermassen erstaunlich anmutet.

Es ergibt sich aus diesem Versehen ohne weiteres die Angabe Hofbauer's vom Wechsel des Faserverlaufs der einzelnen Schichten, wovon nach den Befunden Maurer's und nach eigenen Feststellungen nicht die Rede sein kann. Vom M. transversus schreibt Hofbauer (1934) z. B.: „Seine Streichrichtung ist sehr variant, sie kann von vorne oben nach hinten unten, wie auch umgekehrt verlaufen." Es gilt aber hier vielmehr das, was Maurer (1891) schreibt: „Er stimmt bei allen darin überein, dass seine Fasern schräg, im Sinne des Obl. int., aber schräger als dieser verlaufen."

Von besonderer Bedeutung ist für Hofbauer der Wechsel des Faserverlaufes bei der „mittleren" Schicht, die er als M. obliquus externus profundus (ausnahmsweise auch als M. obliquus internus) bezeichnet, weil daraus auf das Biotop des Urodels geschlossen werden könne. Es handelt sich aber in Wirklichkeit nicht um eine Änderung der Verlaufsrichtung der Fasern. Diese ist so konstant, dass sich daraus geradezu die einzelnen Schichten erkennen lassen.

Der grundlegende Unterschied zwischen Land- und Wasserformen hingegen, wie er von Maurer (1891/1911) formuliert wurde, ist von mir in vollem Umfange bestätigt worden. Bei *Siredon mexicanum* Shaw, Wasserform, ist die primäre Muskelgruppe (M. obliquus internus, M. obliquus externus profundus und M. rectus profundus), bei *Siredon mexicanum* Shaw, Landform, und *Hynobius*

[1] Nur bei *Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis* Daud., *Megalobatrachus maximus* Schleg. *(Cryptobranchus japonicus)* und *Salamandra* sind nach Maurer (1911) bloss drei Schichten vorhanden.

peropus Boul. aber die sekundäre Muskelgruppe (M. obliquus externus superficialis, M. transversus und M. rectus superficialis) kräftig entwickelt.

Abbildung 31 A, B, zeigt im Schema den Gegensatz der Angaben von Hofbauer (1934) einerseits und der Befunde von Maurer (1891) und mir andererseits.

Ein Vergleich der Verhältnisse bei verschiedenen Urodelen (Abb. 32) lässt bei näherem Zusehen erkennen, dass bei Wasserformen im allgemeinen der M. obliquus externus superficialis [1], bei Landformen dagegen der M. obliquus internus am schwächsten entwickelt ist. Ausnahmsweise sind die genannten Muskeln sogar

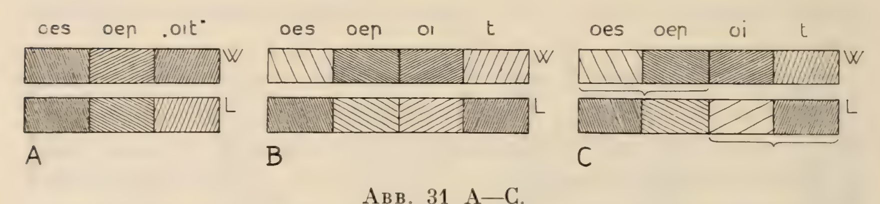


Abb. 31 A—C.

Schema von Faserverlauf und Schichtdicke der seitlichen Rumpfmuskulatur bei Urodelen: Unterschiede zwischen Wasser- und Landformen.

A. Irrtümliche Auffassung von Hofbauer (1934).
B. und C. Befunde nach Maurer (1891/1911) und eigenen Untersuchungen.
W Wasserform, L Landform.

mehr oder weniger reduziert und z. T. in einer anderen Schicht aufgegangen (Abb. 32: *Cryptobranchus*, *Salamandra*). Es wurde dies schematisch auf Abbildung 31 C zur Darstellung gebracht. Wenn nun hier die am schwächsten entwickelte Muskelschicht übergangen wird, dann ergibt sich jener scheinbare Wechsel des Faserverlaufs, wie er von Hofbauer (1934) (Abb. 31 A) angegeben wurde.

Auf *Hynobius peropus* Boul. wurde oben nicht näher eingegangen. Es liegt jedoch auf der Hand, dass es sich hier um eine vorzügliche Bestätigung der Unterschiede zwischen Land- und Wasserformen nach Maurer handelt. Die sekundären Muskeln sind mächtig entwickelt, die primären dagegen stark reduziert. *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn), den ich in diesem Zusammenhang auch

[1] Schon Maurer bemerkt, dass der M. transversus bei Wasserformen gewöhnlich zwar nicht kräftig, aber doch kräftiger als der M. obliquus externus superficialis entwickelt sei.

untersucht habe, zeigt intermediären Charakter, wie sich aus Abbildung 32 ohne weiteres ergibt.



ABB. 32.

Die ventrale Rumpfmuskulatur bei verschiedenen Urodelen: Anzahl, Mächtigkeit, Segmentierung und Faserverlauf der Schichten. Zusammengestellt nach den Angaben von MAURER (1891/1911) und nach eigenen Befunden.

Wb Wasserform, breit.
Wa Wasserform, aalförmig.
Ü Übergangsform.
L Landform.

Auch in der Rectus-Muskulatur lässt sich ein Unterschied zwischen typischen Land- und Wasserformen feststellen. Vom M. rectus profundus schreibt MAURER (1891): „Der Rectus pro-

fundus ist kein selbständiger Muskel, sondern wird durch die am weitesten ventral gelegenen Fasern des Obl. ext. prof. und int. dargestellt. Danach kann man an ihm zwei Schichten unterscheiden, und diese biegen am ventralen Rand ineinander um." Der M. rectus superficialis liegt gegenüber dem M. rectus profundus „oberflächlich" und ist ein Differenzierungsprodukt des letzteren. Er wird im Laufe der Ontogenese gewöhnlich selbständig.

Bei *Siredon mexicanum* Shaw, Wasserform, zeigt der M. rectus profundus das oben im Zitat von Maurer angegebene Verhalten. Dasselbe gilt für andere Wasserformen. Dieser Muskel ist bei der Wasserform von *Siredon mexicanum* Shaw gegenüber dem schwächeren M. rectus superficialis kräftig ausgebildet (vgl. Abb. 28 A, Querschnitt).

Bei *Triton* und *Onychodactylus* (Abb. 32) ist der M. rectus profundus schwächer als bei ausgesprochenen Wasserformen.

Typische Landformen, wie *Salamandra maculosa* Laur. oder *Hynobius peropus* Boul. zeigen die Ausbildung jenes Muskelstranges, der oben in den Ausführungen über *Hynobius peropus* Boul. als „Stamm" der primären Muskelgruppe bezeichnet wurde. Einen solchen Muskelstrang habe ich auch bei *Tylototriton andersoni* Boul. festgestellt, und wenn ich Hofbauer (1934) recht verstehe, liegt ein ähnliches Verhalten auch bei *Plethodon* vor. Danach wäre die Ausbildung eines solchen riemenförmigen Muskelstranges nicht wie Maurer (1891/1911) annahm eine Seltenheit, sondern anscheinend typisch für ausgesprochene Landformen. Dass auch diesbezüglich Übergänge vorkommen, lässt *Siredon mexicanum* Shaw, Landform, erkennen, bei der selbständige mittlere Schichten (M. obliquus externus profundus und M. obliquus internus) vorkommen, zugleich aber die Ausbildung eines „Stammes" eingeleitet ist (Abb. 32).

Die Angabe Hofbauer's, wonach bei Wasserformen ein „einheitlich kräftig entwickelter M. rectus superficialis" vorhanden sein soll, erweist sich als unzutreffend. Offenbar fasste er den M. rectus profundus und den M. rectus superficialis als eine einzige Muskelschicht auf, weil hier kein „Stamm" vorhanden ist, wie anscheinend bei typischen Landformen.

Maurer (1911) sah in der Ausbildung des riemenförmigen Muskelstranges bei *Salamandra* eine „Anpassung an die Art der Fortpflanzung". Für *Salamandra* mag dieser Muskel eine gewisse Bedeutung haben beim Tragen der gefüllten Uterusschläuche (der M. transversus

ist hierbei vielleicht noch wichtiger), aber nachdem z. B. auch bei *Hynobius* (der nicht einmal eine innere Befruchtung hat) ein ähnliches Verhalten vorliegt, dürfte in der Ausbildung des „Stammes“ eher eine allgemeine Anpassung ans Landleben gesehen werden.

Bei Landformen ist nach Maurer (1891) „die Faserrichtung der sekundären Muskeln hier die funktionell wertvollste“. Dagegen darf angenommen werden, dass für wasserlebende Formen mehr oder weniger horizontaler Faserverlauf besonders zweckmässig ist, weil bei diesen Tieren der Körper zu einem grossen Teil durch den Auftrieb des Wassers getragen wird und weil so die seitlichen Ausbiegungen des Rumpfes, wie sie für das charakteristische „Schlängelschwimmen“ (Böker (1935)) nötig sind, ermöglicht werden. Beim „Schiebkriechen“ und „Stemmkriechen“ der Landformen spielen dagegen die sekundären Seitenmuskeln mit steil gerichtetem Faserverlauf eine viel grössere Rolle [1]. Der M. rectus superficialis ist bei letzteren vor allem als „Tragmuskel“ für die Eingeweide zu betrachten, wogegen der „Stamm“ der primären Muskelgruppe für die Lokomotion viel wichtiger ist und bei gelegentlichem Wasseraufenthalt zum Schlängelschwimmen dient.

Wenn auch Wasserformen eine (allerdings schwächere) sekundäre Muskulatur aufweisen, so ist dies nach Maurer ein Anzeichen dafür, dass das Wasserleben dieser Formen als sekundär erworben zu betrachten ist. Bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. und *Megalobatrachus maximus* Schleg. lässt sich eine Reduktion wenigstens des M. obliquus externus superficialis feststellen (Abb. 32), was in gewissem Grade auch bei *Siren* und *Proteus* zutrifft.

Eine weitere Verschiedenheit in der Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur liegt in der Reduktion der Myosepten. Sie lässt sich besonders bei Wasserformen beobachten, vor allem beim M. transversus. Doch auch bei Landformen (wie *Hynobius peropus* Boul.) kann eine Rückbildung der Myosepten vorkommen (Abb. 32).

Auch die Muskulatur des Brustschulterapparates lässt eine Beziehung zur Lebensweise beobachten. So erscheint bei *Hynobius peropus* Boul. und auch bei der Landform von *Siredon mexicanum*

[1] Versluys (1927) bemerkt über die bei Landformen besonders entwickelten Schichten mit steilem Faserverlauf: „Dadurch wird die Richtung der Fasern geeigneter, um das Gewicht der Baucheingeweide zu tragen, sie zusammenzupressen und damit einen Druck auszuüben auf den Darm, auf die Ovarien und die Lungen. Letzteres ist wichtig bei der Atmung und dient auch der Veränderung des Körpergewichtes und einer Schwerpunktsverlagerung.“

Shaw diese Muskelgruppe viel kräftiger als bei der Wasserform des letzteren. Im Einklang damit weist *Hynobius peropus* Boul. eine mächtig entwickelte Extremitätenmuskulatur auf.

VII. ZUSAMMENFASSUNG DER WICHTIGSTEN ERGEBNISSE.

A. Morphogenese des Brustschulterapparates.

1. Das Sternum von *Hynobius peropus* Boul. wird paarig und autochthon in Form von zwei Sternalstreifen angelegt. Diese differenzieren sich in der Membrana zonosternalis im Anschluss an die „Linea alba" von hinten nach vorn, ventral vom M. rectus. Weil die Sternalstreifen craniad konvergieren, verschmelzen sie zuerst an ihrem Vorderende. Indem sich die Verknorpelung auch mediad ausdehnt, kommt es zur Bildung der Sternalplatte.

2. Die beiden Antimeren des Schultergürtels von *Hynobius peropus* Boul. werden in ihrer vorderen Region durch eine Membran verbunden, welche sich zwischen den Partes coracoideae ausdehnt und sich auch in die Incisura zonalis fortsetzt; sie verliert sich nach hinten allmählich und bildet in der „Linea alba" einen integrierenden Bestandteil der letzteren. Es ist dies die Membrana zonalis.

3. Durch die Entwicklung der Arcizonie bildet sich vorn im Bereich der „Linea alba" eine „trennende Membran" zwischen den übereinanderliegenden Gürtelteilen. An ihr sind auch seitlich von der „Linea alba" gelegene Teile der Membrana zonosternalis zusammen mit Resten der Membrana zonalis und mit Perichondrium der Partes coracoideae beteiligt.

4. Ventral vom Gürtel differenziert sich die Membrana zonosternalis, welche in der Gegend der Incisura zonalis in die Pars procoracoidea übergeht. Hinten geht sie ins Sternum über.

5. Durch die gegenseitige Überschiebung der Partes coracoideae im Bereiche des Sternum entsteht innerhalb der „Linea alba" eine schief orientierte Membran, welche die übereinander liegenden Sulci coracoidei trennt: die Membrana sternalis. Durch die von der Sternalplatte aus craniad fortschreitende Verknorpelung wird sie

in der Gegend des Sternum ein Bestandteil des letzteren. Die „trennende Membran" kann als vordere Partie der Membrana sternalis aufgefasst werden. Sie ist aber bei *Hynobius peropus* Boul. gegenüber dem Hauptteil mehr oder weniger selbständig.

6. Der Grossteil des Sternum von *Siredon mexicanum* Shaw entsteht wiederum aus paarigen autochthonen Sternalstreifen, welche sich am Rande der „Linea alba" und in engem Zusammenhang mit dem M. rectus von hinten nach vorn differenzieren. Sie konvergieren craniad. Dazu gesellen sich paarige zonale Teilanlagen des Labium ventrale (sie werden als ein bis zwei Paar „Blättchen" in Kontinuität mit der Pars coracoidea angelegt und nachträglich von diesen abgetrennt).

7. Die bei *Hynobius peropus* Boul. festgestellten Membranen finden sich, wenn auch weniger deutlich ausgebildet, ebenso beim Axolotl. Dabei setzt sich die Membrana sternalis craniad als „trennende Membran" zwischen den Partes coracoideae bis zum Vorderende des Gürtels fort.

8. Die Teilanlagen des Labium ventrale können zeitlich vor oder nach den Sternalstreifen sichtbar werden. Die erste mesenchymatöse Teilanlage des Labium ventrale erscheint da, wo Membrana zonosternalis und Ursprungssehne des M. pectoralis zusammentreffen, ventral vom M. rectus.

9. Die Labia dorsalia werden später als die Labia ventralia angelegt. Sie wachsen von der Sternalplatte aus.

10. Durch Thyroxinbehandlung kann die Entwicklung des Sternum weitgehend beschleunigt werden. Auch die Ossifikation des Schultergürtels erfährt dabei eine Beschleunigung.

11. Die vorliegenden Befunde über *Hynobius peropus* Boul. und *Siredon mexicanum* Shaw, sowie die Resultate von Hoffman über *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. machen es wahrscheinlich, dass das Urodelensternum als in der Stammesgeschichte primär paarig anzusehen ist. Die ontogenetischen Daten erlauben keinen Schluss auf ein Sternum, das phylogenetisch-primär costaler Natur gewesen wäre. Der Nachweis von zonalen Teilanlagen unter den Anuren (bei *Bombinator* und *Alytes* durch de Villiers) und den primitiven Urodelen (bei *Cryptobranchus alleghaniensis* Daud. durch

Hoffman und bei *Siredon mexicanum* Shaw in der vorliegenden Arbeit) lassen an eine stammesgeschichtlich doppelte Herkunft des Amphibiensternum denken. Es würde sich dann um paarige autochthone Hauptteile und ebenfalls paarige zonale Komponenten handeln.

B. Biologische Anatomie: Brustschulterapparat.

12. Ein Vergleich der Schultergürtel verschiedener Urodelen ergibt, dass mit fortschreitender Einpassung ins Landleben die Ossifikation des Gürtels stärker wird; die Arcizonie ist bei Landformen ausgeprägter. Nur bei Wasserformen kann das Sternum fehlen.

13. Gleichzeitig mit der kataplastischen Verkleinerung der freien Extremitäten und der Ausbildung einer z. T. aalartigen Körpergestalt bei Wasserformen ist eine mehr oder weniger weit gehende Verschmälerung der drei Hauptregionen des Schultergürtels (Pars coracoidea, Pars procoracoidea, Pars scapularis) zustande gekommen.

14. Ein Vergleich im besondern der Wasser- und der Landform von *Siredon mexicanum* Shaw ergibt folgende Unterschiede:

Wasserform:	Landform:
Ossifikation schwächer.	Ossifikation stärker.
Gürtel relativ zur Breite kürzer.	Gürtel relativ zur Breite länger.
Fossae articulares relativ kleiner.	Fossae articulares relativ grösser.
Schultergürtel- und Extremitätenmuskulatur relativ schwächer.	Schultergürtel- und Extremitätenmuskulatur relativ stärker.

C. Hypaxonische Rumpfmuskulatur.

15. Im Gegensatz zu den Angaben von Hofbauer, nach denen bei den Urodelen nur drei Schichten seitlicher Rumpfmuskulatur vorliegen sollen, sind entsprechend den generellen Verhältnissen bei den Urodelen (Maurer), bei *Siredon mexicanum* Shaw (Wasser- und Landform), *Hynobius peropus* Boul., *Hynobius naevius* (Schleg.) und *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) vier Schichten vorhanden; von aussen nach innen folgen: M. obliquus externus super-

ficialis, M. obliquus externus profundus, M. obliquus internus und M. transversus.

16. Während Hofbauer für Wasser- und Landformen der Urodelen bei der „mittleren" Schicht (M. obliquus externus profundus) verschiedene Streichrichtung der Fasern angibt, konnte nirgends bei dem untersuchten Material ein Wechsel im Faserverlauf festgestellt werden.

17. Bei der Landform von *Siredon mexicanum* Shaw ist besonders der M. obliquus internus relativ schwach; bei der Wasserform gilt dies dagegen für den M. obliquus externus superficialis.

18. Bei den untersuchten Landformen (*Hynobius peropus* Boul. und *Siredon mexicanum* Shaw, metamorphosiert) ist der M. rectus superficialis stärker als bei den Wasserformen.

19. In dem bei *Hynobius* zwischen M. obliquus externus superficialis und M. rectus superficialis einerseits und M. transversus anderseits liegenden Muskelstrang liegt eine Bildung vor, welche als die im Laufe der Ontogenese umgestaltete primäre Muskelgruppe (im Sinne von Maurer) zu betrachten ist. Diese Bildung wurde als „Stamm" der primären Muskelgruppe bezeichnet, in dem der M. rectus profundus und die ventralen Partien der beiden mittleren Schichten (M. obliquus externus profundus und M. obliquus internus) enthalten sind.

20. Bei der Ausbildung eines solchen Muskelstranges kann es sich nicht um eine Anpassung an die Art der Fortpflanzung handeln (wie dies Maurer annahm). In dieser Umgestaltung der Rumpfmuskulatur ist eher eine Einpassung ins Landleben zu erblicken (*Hynobius*, *Tylototriton andersoni* u. a.).

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN VON TEXTABBILDUNGEN[1]

Bg	Blutgefäss
cds	M. (capiti-) dorso-scapularis
dh	M. dorso-humeralis
ds	M. dorsalis scapulae
E	Epidermis
F	Fenster
Fa	Fossa articularis
Fd	Foramen diazonale
Fpd	Foramen paradiazonale
H	Herz
Hu	Humerus
Iz	Incisura zonalis
L	Leber
La	„Linea alba“
Ld	Labium dorsale
Lv	Labium ventrale
LvT	Labium ventrale, Teilanlage
M	Mediane
M-r	Myocomma der Rectus-Muskulatur
MS	Muskelstrang („Stamm“ der primären Muskelgruppe)
oep	M. obliquus externus profundus
oes	M. obliquus externus superficialis
oi	M. obliquus internus
„oit“	„M. obliquus internus transversus“ (HOFBAUER)
p	M. pectoralis
Pc	Pars coracoidea
ph	M. procoraco-humeralis
Pp	Pars procoracoidea
Ps	Pars scapularis
r	M. rectus
RM	Rückenmuskulatur
Roep	M. obliquus externus profundus, Rest
rp	M. rectus profundus
rs	M. rectus superficialis
S	Sternum
sc	M. supracoracoideus
Sc	Sulcus coracoideus
SdP	Sternum, dorsale Partie
SP	Sternalplatte
Ss	Sternalstreifen
Ss-v	Sternalstreifen, vorderes Ende
st	Membrana sternalis
SvP	Sternum, ventrale Partie
t	M. transversus
tM	„trennende Membran“
z	Membrana zonalis
zs	Membrana zonosternalis

[1] Falls bei den Schnittzeichnungen und Photographien nichts Besonderes angegeben ist, handelt es sich um Querschnitte. Reihenfolge der Querschnittzeichnungen craniocaudal.

LITERATURVERZEICHNIS

1919. ABEL, O. *Die Stämme der Wirbeltiere.* Berlin und Leipzig.

1924. —— *Lehrbuch der Paläozoologie.* 2. Aufl. Jena.

1914. ANTHONY, R. et VALLOIS, H. *Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens.* Bibliogr. anatom., T. XXIV. Paris.

1881. BALFOUR, F. M. *Handbuch der vergleichenden Embryologie,* Bd. II. Deutsche Übersetzung von B. VETTER. Jena.

1935. BÖKER, H. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere,* Bd. I. Jena.

1928. Bolkay, St. J. *Die Schädel der Salamandrinen, mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Stellung.* Zeitschr. f. Anat. u. Entwgesch., Bd. 86.

1882. Boulenger, G. A. *Catalogue of the Batrachia gradientia s. caudata and salientia s. acaudata.* The Collect. of the Brit. Mus., 2nd ed. London.

1933. Boyden, A. and Noble, G. K. *The relationship of some common Amphibia as determined by seriological study.* Am. Mus. Nov. 606.

1906. Braus, H. *Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig ?* Morph. Jahrb., Bd. 35.

1909. —— *Gliedmassenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung.* Morph. Jahrb., Bd. 39.

1919. —— *Der Brustschulterapparat der Froschlurche.* Sitzungsber. der Heidelb. Akad. der Wissensch., Abt. B, Abh. XV.

1908. Broom, R. *On the nomenclature of the elements of the Amphibian shoulder-girdle.* Report of the South-Afr. Assoc. for the Advanc. of Science, 6th Meeting.

1909. Brown. *The Conard Fissure.* Mem. Mus. Nat. Hist. Vol. 9.

1875. Cope, E. D. *Check-list of North American Batrachia and Reptilia.* Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. XIII, 1878.

1895. Dollo, L. *La phylogénie des Dipneustes.* Bull. Soc. Belge Géol., T. 9.

1923. Dunn, E. R. *The Salamanders of the family Hynobiidae.* Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and of Sciences. Vol. 58, 1922-23.

1928. —— *A new genus of Salamanders from Mexico.* Proceed. New England zool. Club, Vol. X.

1940. —— *The races of Ambystoma tigrinum.* Copeia Nr. 3.

1895. Eisler, P. *Die Homologie der Extremitäten.* Abh. Nat.forsch. Ges. Halle, Bd. 19, Heft 3 u. 4, 1893-95.

1929. Engler, E. *Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterapparates der Urodelen.* Acta Zool., Bd. X.

1861. Filippi, F. de. *Sulla larva del Triton alpestris.* Archivio per la zoologia, l'anatomia et la fisiologia, Vol. I. Deutsche Übersetzung von. C. v. Siebold, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, 1877.

1927. Franz, V. *Ontogenie und Phylogenie.* Abh. z. Theor. d. organ. Entw., Heft III.

1931. —— *Systematik und Phylogenie der Wirbeltiere.* Handb. der vergl. Anatomie der Wirbelt., Bd. I. Berlin und Wien.

1912. FUCHS, H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere.* 1. Mitteilung. Zeitschr. Morph. u. Anthrop., Sonderh. II.

1927. —— *Idem.* 7. Mitteilung. Anat. Anz., Bd. 64.

1928. —— *Idem.* 8. Mitteilung. Anat. Anz., Bd. 65.

1873. FÜRBRINGER, M. *Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln*, I. Teil. Jena. Zeitschr., Bd. 7.

1901. GADOW, H. *Amphibia and Reptiles.* London.

1865. GEGENBAUR, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* II. *Schultergürtel der Wirbeltiere.* Leipzig.

1898. —— *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. I. Leipzig.

1925. GELDEREN, Chr. VAN. *Die Entwicklung des Brustschulterapparates bei Sauriern.* Anat. Anz., Bd. 59.

1932. GLADSTONE, R. J. S. and WAKELEY, C. P. G. *The morphology of the sternum and its relation to the ribs.* Journ. of Anat. and Physiol. London, 66, 1931-32.

1930. GOODRICH, E. S. *Studies on the structure and development of Vertebrates.* London.

1877. GÖTTE, A. *Beiträge zur Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere.* Arch. f. Mikrosk. Anat., Bd. 14.

1902. —— *Lehrbuch der Zoologie.* Leipzig.

1919. HANSON, F. B. *The ontogeny and phylogeny of the sternum.* Americ. Journ. Anat., Vol. 26.

1929. HARMS, J. W. *Die Realisation von Genen und die consecutive Adaptation.* I. *Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 133.

1934. HERRE, W. *Phylogenie und Zoogeographie der Salamandriden.* Zool. Anz., 7. Suppl.bd.

1935. —— *Über Oligosemia spinosa Navas, einen fossilen Schwanzlurch aus dem spanischen Tertiär.* Paläont. Zeitschr., Bd. 17.

1935. —— *Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen.* Zoologica, Bd. 33, 1934-35.

1937. —— *Die fossilen Urodelen.* Der Biologe, H. 1.

1934. HOFBAUER, K. *Untersuchungen an der Rumpfmuskulatur einiger urodeler Amphibien.* Biologia Generalis, Bd. X.

1930. HOFFMAN, A. C. *Opsomming van nuwe navorsinge oor die opbou en ontogenese van die zonaalskelet by Amphibia,...* The South Afric. Journ. of Sci. Caledon, Vol. 27.

1935. HOFFMAN, A. C. *Oor die non-homologie van die medioventrale, presonale skeletelemente by die Amfibië, Anura en Urodela.* Soöl. Nav. Nas. Mus., Deel 1, Stuk 2.

1936. —— *Die anatomie van die skouergordels en die ontwikkeling van die sternum by die Urodele — Cryptobranchus alleghaniensis en Necturus maculatus.* Soöl. Nav. Nas. Mus., Deel 1, Stuk 5.

1873-78. HOFFMANN, C. K. *Amphibien*, in: Bronn's, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI. Leipzig und Heidelberg.

1933. HOLMGREN, N. *On the origin of the Tetrapod limb.* Acta Zool., Bd. 14.

1891. HOWES, G. B. *The morphology of the sternum.* Nature London, Vol. 43.

1893. —— *On the coracoid of the terrestrial Vertebrata.* Proceed. Zool. Soc. London, Pt. 2.

1865. HYRTL, J. *Cryptobranchus japonicus.* Schediasma anat. Wien.

1911. JAEKEL, O. *Die Wirbeltiere.* Berlin.

1925. —— *Das Mundskelett der Wirbeltiere.* Morph. Jahrb., Bd. 55, 1925-26.

1927. —— *Der Kopf der Wirbeltiere.* Ergebn. d. Anat. u. Entw. gesch., Bd. XXVII.

1929. KÄLIN, J. *Über den Brustschulterapparat der Krokodile.* Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXIV.

1941. —— *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Freiburg (Schweiz) und Leipzig.

1932. KERR, J. G. *Archaic Fishes — Lepidosiren, Protopterus, Polypterus — and their bearing upon problems of Vertebrate morphology.* Jena. Zeitschr., Bd. 67 (Neue Folge, Bd. 60).

1938. KUHN, O. *Die Phylogenie der Wirbeltiere,...* Jena.

1930. LAFRENTZ, K. *Untersuchungen über die Lebensgeschichte mexikanischer Ambystoma-Arten.* Abh. u. Ber. Mus. Magdeburg, Bd. VI, 1929-38.

1889. LAVOCAT, A. *Côtes et sternum des Vertébrés.* Mém. Acad. Sci. Toulouse, 9me série, tome 1.

1932. MAKINOUCHI, R. *Beiträge zur Kenntnis der Morphogenese der Extremitäten und des Extremitätengürtels.* Anat. Anz., Bd. 74.

1933. MARCUS, H., WINSAUER, O., HUEBER, A. *Der kinetische Schädel von Hypogeophis und die Gehörknöchelchen. Beitrag zur Kenntnis der Gymnophionen*, XVIII. Zeitschr. f. Anat. u. Entwgesch., Bd. 100.

1891. MAURER, F. *Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien,...* Morph. Jahrb., Bd. 18, 1891-92.

1911. —— *Die ventrale Rumpfmuskulatur von Menobranchus, Menopoma und Amphiuma,...* Jena. Zeitschr., Bd. 47 (Neue Folge, Bd. 40).

1926. MEYER, Th. *Schultergürteluntersuchung an experimentell auf den Kopf verpflanzten Gliedmassen bei Triton taeniatus.* Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. D., Arch. f. Entw.mech., Bd. 108.

1908. MOODIE, R. L. *The ancestry of the caudate Amphibia.* Americ. Nat., Vol. 42.

1916. —— *The Coal Measures Amphibia of North America.* Publ. Carnegie Inst. No. 238. Washington.

1931. NAEF, A. *Phylogenie der Tiere.* Handb. d. Vererb.-Wiss., Bd. 3. Berlin.

1928. NAUCK, E. Th. *Die Entwicklung des ventralen Schultergürtelabschnittes bei Alytes obstetricans.* Morph. Jahrb., Bd. 60.

1929. —— *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere,...* Morph. Jahrb., Bd. 62.

1938. —— *Extremitätenskelett der Tetrapoden.* Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt., Bd. V.

1938. NISHI, S. *Muskeln des Rumpfes.* Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt., Bd. V.

1924. NOBLE, G. K. *The „retrograde metamorphosis" of the Sirenidae,...* Anat. Rec., Vol. XXIX.

1931. —— *The biology of the Amphibia.* London and New York.

1908. NOWIKOFF, M. *Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen,...* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90.

1901. OSBORN, H. L. *On some points in the anatomy of a collection of axolotls from Colorado, and a specimen from North Dakota.* The Americ. Nat., Vol. XXXV.

1890*a*. PARKER, T. J. *On the origine of the sternum.* Trans. Proceed. New Zealand Inst., Vol. 23.

1890*b*. —— *On the presence of a sternum in Notidanus indicus.* Nature, Vol. 43, 1890-91.

1868. PARKER, W. K. *A monograph on the structure and development of the shoulder girdle and sternum in the Vertebrates.* Ray Soc. London.

1906. PETER, K. *Die Methoden der Rekonstruktion.* Jena.

1936. REMANE, A. *Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.* Handbuch d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Bd. IV.

1936. Ribbing, L. *Die Muskeln und Nerven der Extremitäten.* Handbuch d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Bd. V.

1891. Riese, H. *Beitrag zur Anatomie des Tylototriton verrucosus.* Zool. Jahrb. Anat., Bd. V, 1891-92.

1924. Romer, A. S. *Pectoral limb musculature and shoulder girdle structure in Fish and Tetrapods.* Anat. Rec., Vol. XXVII.

1877-79. Sabatier, A. *Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne dans la série des Vertébrés.* Acad. des Sci. et Lettres de Montpellier. Mém. de la sect. des Sci., Tome 9me.

1897. —— *Morphologie du sternum et des clavicules.* C.R. Acad. Sci., T. 124, No. 15. Paris.

1902. —— *Du système sternal des Vertébrés.* C. R. de l'Assoc. des Anatom., IVe session, Montpellier 1902.

1877. Siebold, C. von. *Über die geschlechtliche Entwicklung der Urodelenlarven.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28.

1920. Sollas, W. J. *On the structure of Lysorophus as exposed by serial sections.* Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., Vol. 209.

1939. Smith, H. M. *Notes on Mexican Reptiles and Amphibians.* Zool. Ser. Field Mus. nat. hist., Vol. 24, 4.

1906. Schauinsland, H. *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.* Handb. d. Entw.lehre der Wirbelt., v. O. Hertwig, Bd. III.

1938. Stadtmüller, F. *Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien.* Handb. d. vergl. Anat. der Wirbelt., Bd. IV.

1942. Stäuble, A. *Über den Brustschulterapparat sowie die hypaxonische Rumpfmuskulatur bei den Amblystomidae und Hynobiidae.* Revue Suisse de Zool., T. 49.

1937. Stromer, E. *Allgemeine Paläontologie und Paläozoologie der Wirbeltiere.* Fortschr. d. Zool., Bd. II.

1838. Tschudi, J. J. *Classification der Batrachier,...* Mém. de la Soc. des Sci. nat. de Neuchâtel, Tome II, 1839.

1927. Versluys, J. *Das Muskelsystem.* Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Berlin. Deutsche Übersetzung von G. C. Hirsch.

1922. Villiers, C. G. S. de. *Neue Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung des Brustschulterapparates bei Anuren, insbesondere bei Bombinator.* Acta Zool., Bd. III.

1925. —— *On the development of the epipubis of Xenopus.* Ann. Tvl. Mus., Vol. XI.

1926. —— *Some aspects of the morphology and ontogeny of the skeletogenous strata.* South Afr. Journ. Sci., Vol. 23.

1830. Wagler, J. *Natürliches System der Amphibien,...* München, Stuttgart und Tübingen.

1917. Watson, D. M. S. *The evolution of the Tetrapod shoulder girdle and fore-limb.* Journ. of Anat., Vol. 52, pt. 1, 1917-18.

1926. —— *The evolution and origin of the Amphibia.* Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 214.

1937. Wettstein, O. von. *Systematik und Stammesgeschichte der Wirbeltiere.* Fortschr. d. Zool., Bd. II.

1942. —— *Ibid.*, Bd. VI.

1883. Wiedersheim, R. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* 1. Aufl. Jena.

1889. —— *Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 4.

1890. —— *Weitere Mitteilungen über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 5.

1892. —— *Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Brust- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien.* Text und Atlas. Jena.

1893. —— *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* 3. Aufl. Jena.

1906. —— *Idem.* 6. Aufl. Jena.

1910. Wintrebert, P. *L'origine des Urodèles.* C.R. Soc. biol., Vol. 69.

1922. —— *L'évolution de l'appareil pterygo-palatin chez les Salamandridae.* Bull. Soc. Zool. France, T. XLVII.

1930. Wolterstorff, W. *Zur Systematik und Biologie der Urodelen Mexikos.* Abh. u. Ber. Mus. Magdeburg, Bd. VI, 1929-38.

1887-90. Zittel, K. *Handbuch der Palaeontologie*, Bd. III. München u. Leipzig.

VERZEICHNIS DER TAFELFIGUREN

Verzeichnis der Abkürzungen

(Alle Figuren geben Querschnitte wieder).

B	„Blättchen“ (Teilanlage des Labium ventrale)	Pp	Pars procoracoidea
		r	M. rectus
Bg	Blutgefäss	sc	M. supracoracoideus
E	Epidermis	Sc	Sulcus coracoideus
Iz	Incisura zonalis	ScE	Sternum, craniales Ende
L	Leber	SP	Sternalplatte
Ld	Labium dorsale	Ss	Sternalstreifen
Lv	Labium ventrale	st	Membrana sternalis
LvT	Labium ventrale, Teilanlage	tM	„trennende Membran“
p	M. pectoralis	z	Membrana zonalis
Pc	Pars coracoidea	zs	Membrana zonosternalis

Tafel 4.

Fig. 1. *Hynobius peropus* Boul., Stadium B, *b*. Partes coracoideae und Membrana zonalis in der vorderen Gürtelregion. *b* ca. 300 μ hinter *a*. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Fig. 2. —— Stadium B, *b*. Incisura zonalis mit Membrana zonalis. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert 10×).

Fig. 3. —— Stadium C, *c*. Die Membranen cranial von den Sternalstreifen. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Fig. 4. —— Stadium E, *e* 1. Sternum. (Leitz Peripl.Ok. 12×, Reichert Obj. 4×).

Fig. 5. *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium C, *c*. Partes coracoideae und Membrana zonalis in der vorderen Gürtelregion. (Leitz Peripl. Ok. 8×, Reichert Obj. 16×).

Fig. 6. —— Stadium D, *d* 1. Partes coracoideae und „trennende Membran“ (Membrana sternalis). (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 16×).

Fig. 7. —— Stadium D, *d* 1. Teilanlage des Labium ventrale. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 16×).

Fig. 8. —— Wie Fig. 7, ca. 60 μ weiter hinten.

Tafel 5.

Fig. 9. *Siredon mexicanum* Shaw, Stadium E, *e* 1. „Blättchen“ (Teilanlage des Labium ventrale), durch die Membrana zonosternalis mit dem Sternalstreifen verbunden. (Leitz Peripl. Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Fig. 10. —— Stadium E, *e* 1. Labium ventrale, mesenchymatös mit dem Sternalstreifen verbunden. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

Fig. 11. —— Stadium F, *f*. Entstehung der Membrana sternalis cranial vom Sternum. *a* ca. 300 μ vor *b*. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert 10×).

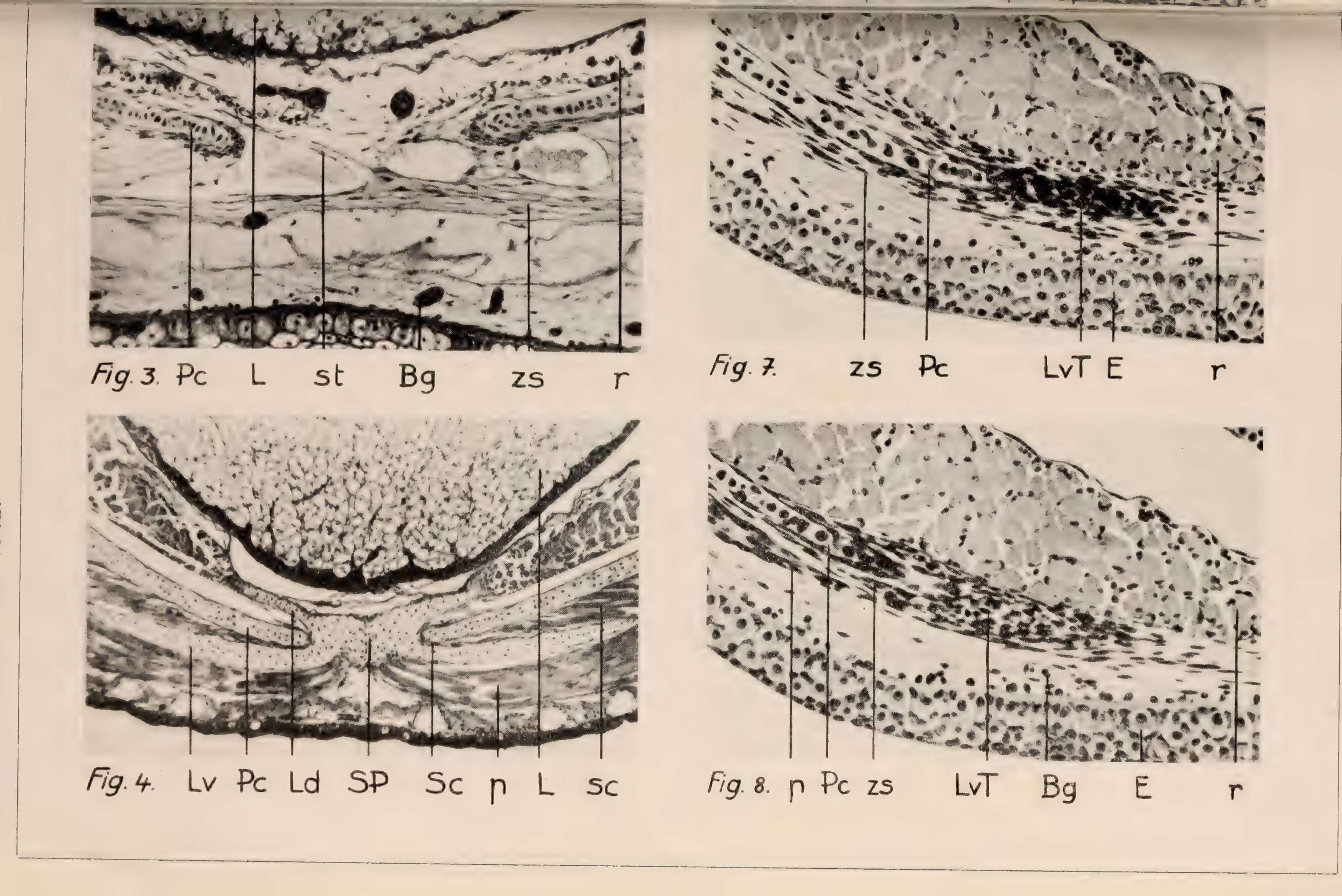
Fig. 12. —— Stadium F, *f*. „Blättchen“ (Labium ventrale), in Kontinuität mit der Pars coracoidea. (Leitz Peripl.Ok. 12×, Reichert Obj. 4×).

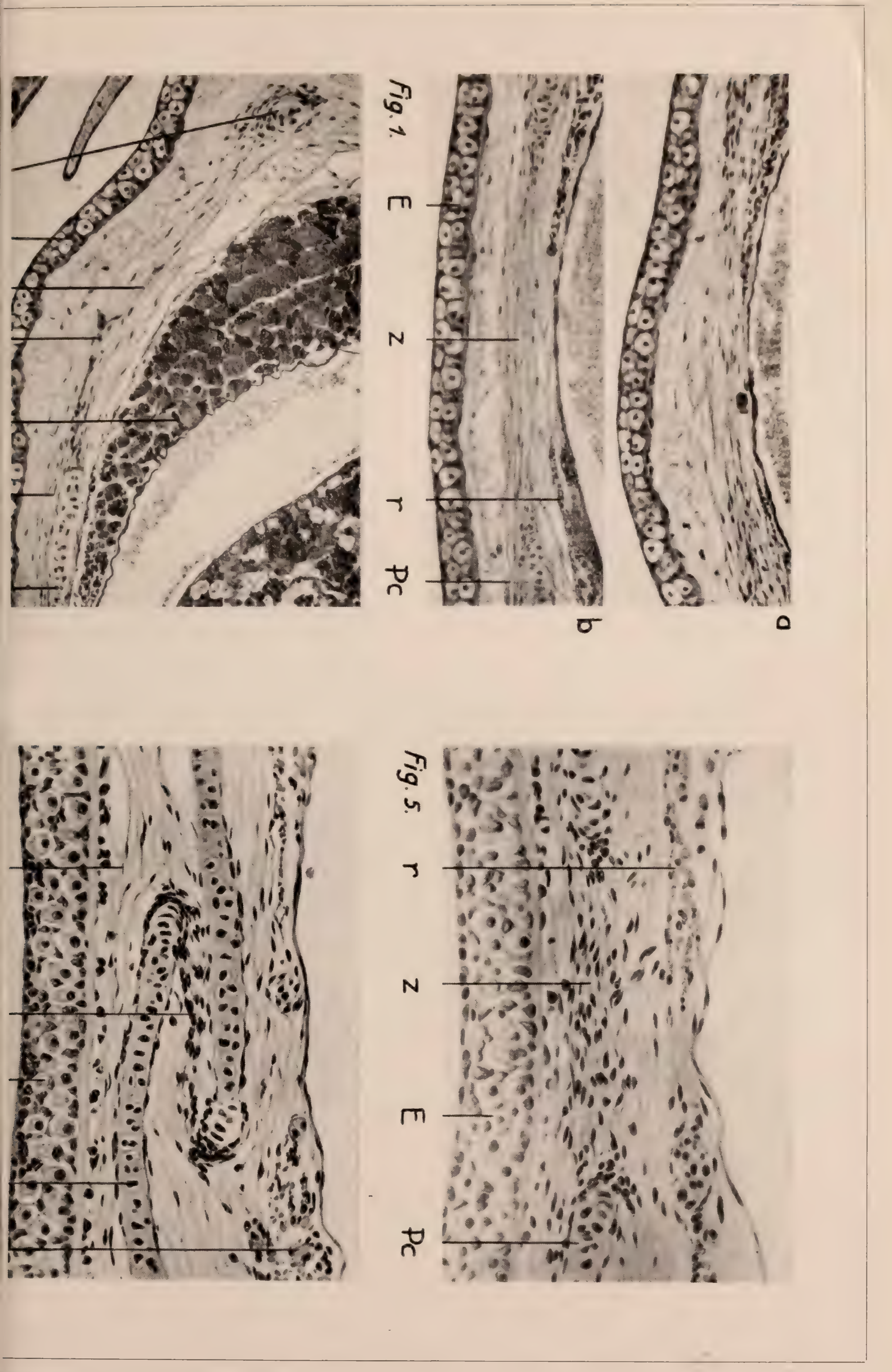
Fig. 13. —— Stadium G, *g*. Membrana sternalis und Membrana zonosternalis. (Leitz Peripl.Ok. 8×, Reichert Obj. 10×).

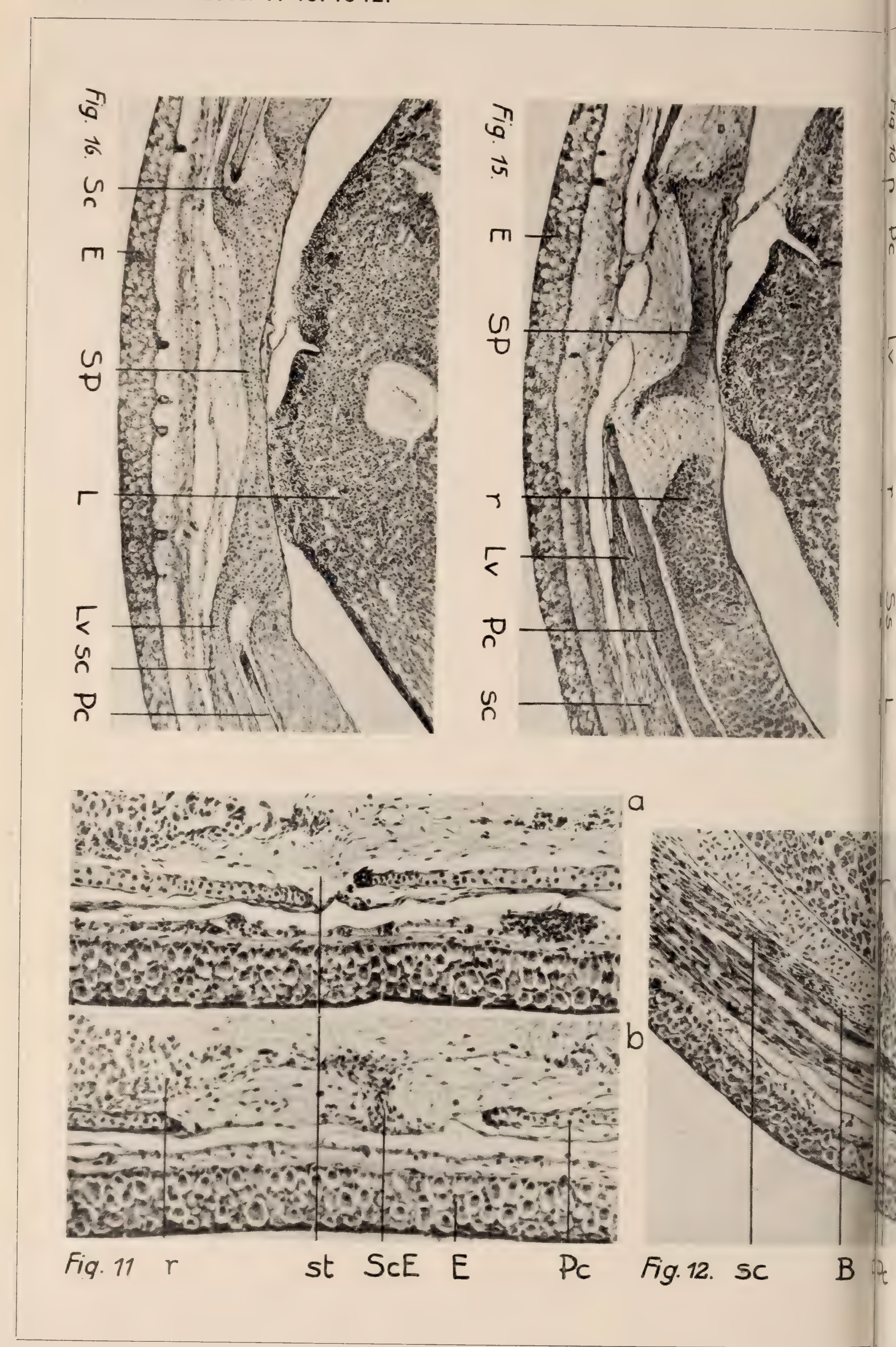
Fig. 14. —— Stadium H, *h* 1. Membrana sternalis und Membrana zonosternalis. (Reichert Obj. 4×).

Fig. 15. —— Stadium H, *h* 1. Sternalplatte cranial, Labium ventrale. (Reichert Obj. 10×).

Fig. 16. —— Wie Fig. 15, ca. 240 μ weiter hinten.


Fig. 3. Pc L st Bg zs r
Fig. 7. zs Pc LvT E r
Fig. 4. Lv Pc Ld SP Sc n L sc
Fig. 8. n Pc zs LvT Bg E r


Fig. 1.
E
z
r
Pc
b
a
Fig. 5.
r
z
E
Pc


Fig. 16. Sc
E
SP
L
Lv sc Pc
Fig. 15.
E
SP
r
Lv
Pc
sc
a
b
Fig. 11 r
st
ScE
E
Pc
Fig. 12. sc
B

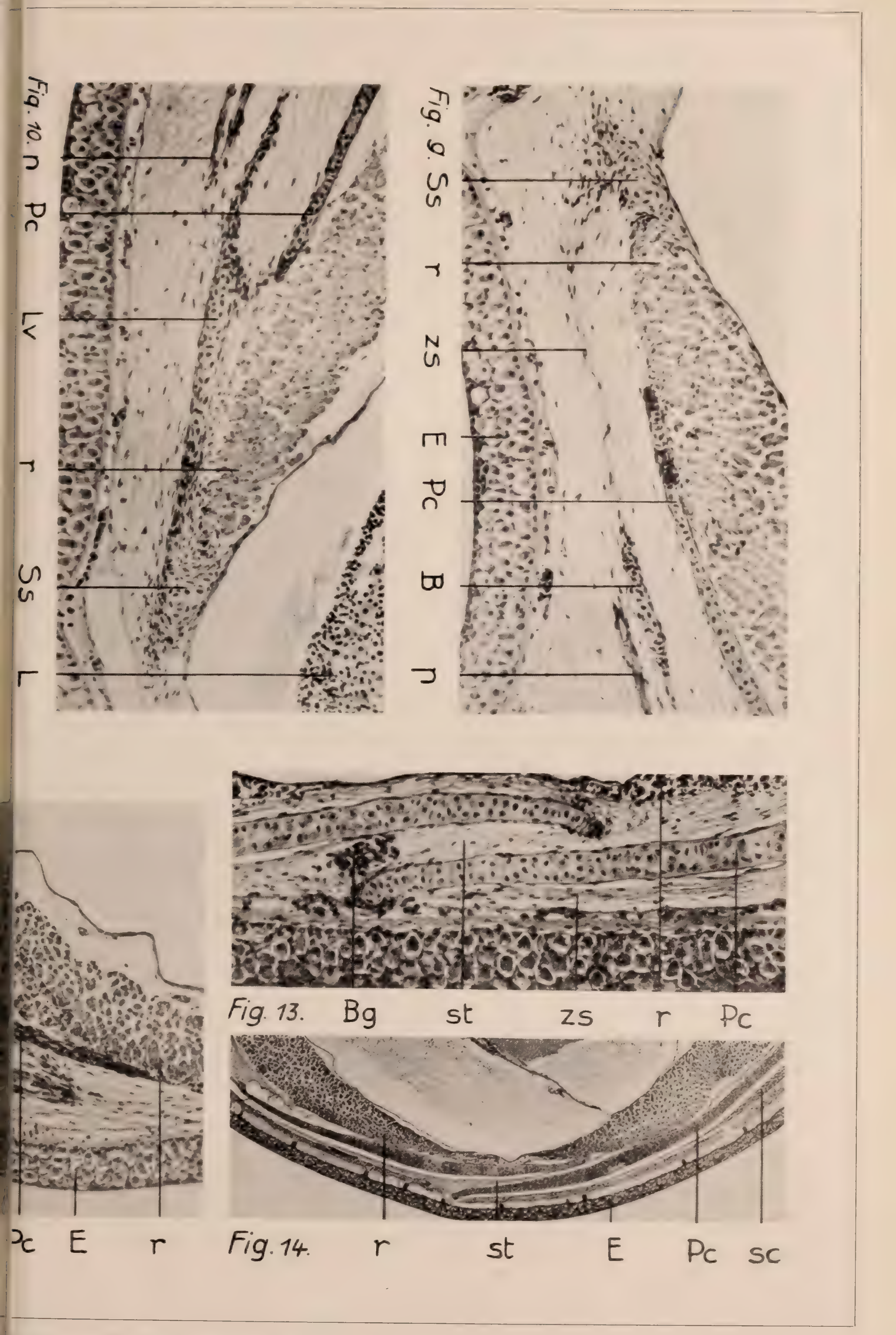


Fig. 13.

Fig. 14.

APPARAT DER URODELEN.

Tome 49, nº 24. — Décembre 1942.

Remarques sur quelques Oiseaux du Muséum de Genève

par

C.-E. HELLMAYR

En dehors des riches collections entomologiques et malacozoologiques qui font sa réputation mondiale, le Muséum de Genève est bien doté de spécimens d'autres classes d'animaux dont la série ornithologique n'est pas la moins importante. Grâce au concours désintéressé de nombreux particuliers et par des achats judicieux, le Muséum possède une bonne représentation des Oiseaux du monde entier. Les Paradisiers et les Colibris méritent, avant tout, l'attention des amateurs. La famille des Colibris s'est récemment encore enrichie de maintes espèces de choix par l'acquisition de la Collection Alfred Vaucher. Il faut aussi rappeler que toute la collection d'Oiseaux rapportée par le grand naturaliste genevois Henri de Saussure [1] de son voyage au Mexique et aux Antilles est conservée au Muséum de Genève.

[1] H. de Saussure n'a publié, sur des sujets ornithologiques, que deux articles dont voici les indications bibliographiques.

1. *Notes sur quelques Oiseaux du Mexique.* Rev. Mag. Zool., (2me série), vol. *11*, 1859, pp. 117-122, pl. 3.

2. *Observations sur les Mœurs de divers Oiseaux du Mexique.* Biblioth. Univ., Arch. Sci. phys. et nat., nouv. période, vol. *1*, 1858, pp. 331-338, avec une planche [les Pics]; l. c., vol. *3*, 1858, pp. 14-25 [les Colibris], pp. 168-182 [les Oiseaux de Proie]; l. c., vol. *4*, 1859, pp. 22-41 [les Troupiales, Couroucous, Anis, Hoccos et Pénélopes].

Notons, en passant, que Des Murs (Rev. Mag. Zool., 2me sér., vol. *11*, 1859, p. 274], dans son compte rendu de l'article de Saussure sur les pics mexicains, proposa pour *Colaptes rub*[*r*]*icatus* [Wagler] le genre *Saussurispicus*, nom qui paraît avoir échappé aux recherches des curieux. Tel qu'il est introduit, c'est un synonyme de *Colaptes* Swainson.

Ayant eu le privilège de travailler, pendant ces dernières années, au laboratoire du Muséum, nous avons relevé, au cours de nos études, un certain nombre d'espèces qui, soit par leur rareté, soit par leur provenance, semblent dignes d'être portées à la connaissance des milieux ornithologiques. Citons, parmi les espèces les moins connues, *Gymnopelia morenoi* Sharpe, de Lara et la Ciénaga, Tucumán; *Aegolius harrisii* (Cass.), de Conchos, Mérida, Venezuela; *Xolmis irupero nivea* (Spix), de Bahia; *Pseudocolopteryx acutipennis* (Sclater), de Tafí del Valle, Tucumán, et de Maimará, Jujuy; *Neochloe brevipennis* Sclater, d'Orizaba, Vera Cruz, Mexique; et *Habia rubica bahiae* Hellmayr, de Bahia. Dans les pages suivantes, nous allons présenter avec plus de détails quelques autres espèces. Les numéros cités sont ceux du Catalogue d'entrée du Muséum de Genève.

Nous tenons à remercier M. P. Revilliod, directeur du Muséum, des facilités de travail qu'il a bien voulu nous accorder, et d'avoir consenti à publier ces modestes observations dans la *Revue suisse de Zoologie*.

Falconidés.

Falco sparverius dominicensis Gmelin.

Falco (Hypotriorchis) ferrugineus Saussure, Rev. Mag. Zool., (2), *11*, p. 117, pl. 3, fig. 1, 1859 — « l'île de Saint-Domingue ».
N° 507/72. ♀ adulte. Type de *Falco (Hypotriorchis) ferrugineus* Saussure. « Cuba ». Voyage de Saussure. — Aile, 184½; queue, 125 mm.

Cet Oiseau correspond dans tous les détails à la planche coloriée citée plus haut. Le type représente une variété mélanique du plumage féminin de la Crécerelle connue sous le nom de *Falco sparverius dominicensis* Gmelin. Tandis que la queue et les sus-caudales barrées de bandes rousses et noires portent la livrée normale, tout le reste du dessus du corps ainsi que les joues et les régions auriculaires sont noir ardoisé, à l'exception de bandelettes roussâtres disséminées çà et là sur la nuque, sur les scapulaires et les ailes; les parties inférieures sont d'un roux intense, passant à l'ocreux sur la gorge, avec la poitrine striée et l'abdomen largement rayé de noir; les axillaires et les couvertures inférieures des ailes sont également rousses, maculées de noirâtre vers leurs extrémités.

Ainsi que l'ont indiqué Wetmore et Swales (Bull. U. S. Nat.

Mus., *155*, pp. 121-122, 1931), les deux races de Crécerelle habitant les îles de Cuba (*sparverioides*) et de Hispaniola (*dominicensis*) sont très difficiles à séparer et, en ce qui concerne ses dimensions, le type pourrait se rapporter aussi bien à l'une qu'à l'autre. Bien que l'étiquette porte « Cuba » comme localité, nous sommes porté à croire qu'il y a là une faute de transcription. En effet, SAUSSURE dit expressément avoir tué ce Faucon dans l'île de Saint-Domingue. Ajoutons que le nom proposé par le naturaliste genevois tombe de toute façon en synonymie, un autre *Falco* ayant été nommé antérieurement *Falco ferrugineus* (Lichtenstein, 1838).

TROCHILIDÉS.

Patagona gigas peruviana Boucard.

Un mâle adulte, nº 868/48, récolté par L. DINELLI le 10 août 1916 à Colalao del Valle (alt. 2.500 m.), province de Tucumán, est tout à fait typique pour cette forme dont nous avons expliqué les caractères et l'aire de dispersion dans notre ouvrage sur les Oiseaux du Chili [1]. L'individu, qui fait partie de la Collection VAUCHER, est fortement mélangé de roussâtre en dessous; ses dimensions (aile, 141; queue, 88; bec, 39 mm.) sont proches du maximum indiqué dans notre tableau (l. c., p. 233). Cependant son plumage étant très frais, cet exemplaire ne peut fournir la preuve que *P. g. peruviana* niche dans le nord-ouest de l'Argentine. Notons, en passant, que le Field Museum, de Chicago, a reçu de la même localité un exemplaire de la forme type.

Oreotrochilus bolivianus Boucard.

Par l'acquisition de la collection de feu A. VAUCHER, le Muséum est entré en possession d'un mâle, nº 868/27, de cette espèce litigieuse dont MM. BERLIOZ et ROUSSEAU-DECELLE se sont occupés dans une récente communication (L'Oiseau, nouv. sér., *3*, 1933, pp. 343-345). Notre échantillon, récolté par le voyageur bien connu PERCY O. SIMONS, en juillet 1901, à Choro (alt. 3.500 m.), Dépt. de Cochabamba, en Bolivie [2], a l'apparence d'un Oiseau tout à fait adulte,

---

[1] Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., vol. *19*, 1932, pp. 231-233.

[2] Le spécimen de la Collection ROUSSEAU-DECELLE, également capturé par P. O. SIMONS, est indiqué comme provenant de « Lagonillas » [= Lag*u*nillas], 66º long. W., 16º lat. S., 3500 m. Il doit y avoir là quelque erreur de transcrip-

par le développement complet de sa parure jugulaire bordée en bas d'une bande noir bleuâtre. Ses dimensions sont les suivantes: aile, 78; queue, 58; bec, 20½ mm.

Il s'éloigne du type de Boucard, que feu M. Simon et l'auteur de ces lignes ont discuté in Nov. Zool., *15*, 1908, p. 4, par la longueur sensiblement plus grande des ailes et de la queue, par la réduction de la bande abdominale, ainsi que par l'étendue plus considérable des bordures noirâtres aux rectrices 2, 3 et 4 (comptées à partir de l'extérieur). La rectrice externe, à l'encontre de ce qu'ont constaté MM. Berlioz et Rousseau-Decelle pour le type et le spécimen de Lagunillas, est tout aussi large à la base que les subexternes, et le rétrécissement du vexille externe qu'on observe dans l'*O. estella* est nettement suggéré. Les bordures externes noirâtres des rectrices 2 à 4 sont très nettes et s'élargissent à l'extrémité en tache apicale distincte. La bande abdominale, tout en étant aussi restreinte que dans l'*O. estella*, n'est nullement roux intense, mais vert métallique avec de légères bordures roussâtre terne. Cette coloration diffère nettement des deux autres échantillons jusqu'ici signalés de l'*O. bolivianus* à bande ventrale large noir-bleu; elle marque une tendance indéniable vers le type normal d'*estella*, et elle est de nature à soulever de nouveau la question de la valeur taxonomique de l'« espèce » décrite par Boucard. La rectrice externe est un peu plus large que chez le seul mâle de l'*O. estella* que nous avons sous les yeux en ce moment, mais, par l'incurvation très faible, les deux individus se ressemblent parfaitement. L'*O. leucopleurus* a la rectrice externe fortement incurvée, presque falciforme, beaucoup plus étroite, et son vexille externe ne montre aucune trace de rétrécissement vers l'extrémité. En ce qui concerne la longueur et la courbure du bec, l'oiseau de Choro s'accorde aussi avec l'*O. estella*, et non avec l'*O. leucopleurus* dont le bec est plus mince et aussi plus court.

Considérant les variations observées entre ces trois mâles, et le caractère intermédiaire que montre la bande longitudinale de l'abdomen, dans l'échantillon de la Collection Vaucher, on a des difficultés à croire que l'*O. bolivianus* soit une espèce distincte. Cepen-

---

tion, car ces chiffres placeraient la localité dans la plaine du département de Santa Cruz, région où les conditions de vie n'existent pas pour les membres du genre *Oreotrochilus*, tous habitants des altitudes élevées. D'après l'itinéraire du voyageur publié par Chubb (*Ibis*, 1919, p. 5), Choro et Lagunillas sont situés dans la partie occidentale du département de Cochabamba, à l'ouest de la ville du même nom.

dant, en supposant qu'il ne s'agisse que d'une race locale de l'*O. estella*, on se heurte à des complications d'ordre géographique. L'*O. estella*, en effet, est répandu depuis le Sud du Pérou dans les massifs montagneux de la Bolivie jusqu'au Nord du Chili et de l'Argentine. Il a même été rencontré en plusieurs endroits du département de Cochabamba, d'où proviennent les deux *bolivianus* localisés avec précision. Ceux-ci ne seraient-ils que des individus anormaux de la forme à bande abdominale rousse ? Voilà une question qui ne peut être élucidée avec le peu de matériel d'étude dont on dispose actuellement. D'autres échantillons du soi-disant *O. bolivianus* devraient se trouver au British Museum, où la plus grande partie de la récolte de P. O. Simons a été déposée, et il serait à souhaiter, pour résoudre le problème, qu'on eût des renseignements sur leurs caractères.

Acestrura cleavesi (Moore).

Chaetocercus cleavesi Moore, Condor, *36*, p. 3, avec pl. col., janvier 1934 — Cuyuja, Equateur nord-oriental.

De cette espèce récemment décrite, le Musée a reçu, par les soins de M. Clarke Macintyre, trois échantillons (862/84-86): un mâle adulte pris, le 10 octobre 1939, à Baños (alt. 1.800 m.) et deux femelles également en plumage parfait, dont l'une, tuée le 7 août 1937, provient de Runtun (alt. 2.200 m.), aux environs de Baños, et l'autre, recueillie le 2 juin 1938, de Huila (alt. 2.500 m.), dans la partie nord-orientale de l'Equateur.

Nous n'avons rien à ajouter à l'excellente description de M. Moore. Outre les quelques particularités de couleur dûment notées par lui, le mâle, en effet, se distingue de l'*A. heliodor* (Bourc.) par les trois rectrices latérales nettement plus étroites et plus étagées, comme c'est bien indiqué dans le croquis accompagnant son article. Le rétrécissement se manifeste surtout à la rectrice subexterne qui est de moitié moins large que chez l'*A. heliodor*. La femelle de *A. cleavesi*, tout en étant très semblable à celle de *A. heliodor*, se reconnaît quand même à la teinte plus foncée du dessous du corps, notamment de la gorge, et par la couleur rousse, presque uniforme, du croupion. L'*A. cleavesi* n'est connu jusqu'ici que de la zone subtropicale de l'Equateur oriental, et il ne semble pas exclu qu'il y remplace l'*A. heliodor*, si répandu en Colombie et

dans les Andes de Mérida, Venezuela. M. Moore dit avoir également étudié un mâle adulte de l'*heliodor* de provenance équatorienne, mais sans en indiquer la localité précise. Le problème de leur coexistence dans quelque partie de l'Equateur reste donc à résoudre.

Apodidés.

Aërornis[1] *semicollaris* (Saussure).

Acanthylis semicollaris Saussure, Rev. Mag. Zool., (2), *11*, p. 118, pl. 3, fig. « 2 » [= 6], 1859 — Mexique.

N° 512/49. Adulte. Mexique. *Chaetura semicollaris* (Sauss.). Type. — Aile, 243; queue, 88; bec, 11 mm.

N° 505/48. Adulte. Mexique. *Chaetura semicollaris* (Sauss.). Type. — Aile, 232; queue, 78; bec, 11 mm.

Ces Oiseaux sont en plumage très frais, les extrémités seules des rectrices étant un peu usées. Tout le plumage est noirâtre fuligineux (moins noir que dans le *Streptoprocne zonaris*) à légers reflets bronzés au dos, à la queue et aux vexilles externes des rémiges primaires. Le noir est moins intense, plus brunâtre en dessous, les plumes du menton et de la gorge supérieure sont finement striées d'une teinte plus foncée; une tache noir velouté en avant de l'œil; un demi-collier blanc bien délimité sur la nuque; plumes du bord de l'aile nettement lisérées de blanchâtre. Chez l'Oiseau de dimensions plus fortes, la couleur du front tire nettement sur le brunâtre, dessinant une sorte de bande pâle, tandis que dans l'autre le front diffère à peine du sommet de la tête. Ces variations sont probablement de nature individuelle.

Ce Martinet ne paraît pas être allié au *Streptoprocne zonaris* et s'en différencie par sa queue tronquée (nullement échancrée) et parce que la partie proximale de la face antérieure du tarse est complètement dénudée et non pas emplumée. Il partage ces caractères avec le *Cypselus senex* Temminck, du Brésil méridional, que les auteurs ont rapporté, à tort, au genre *Cypseloides*. En effet, ces deux espèces, pour la forme de la queue, ressemblent aux *Chaetura*, mais s'en distinguent par les pattes proportionnellement beaucoup plus fortes ainsi que par le doigt postérieur plus long et plus robuste. Si on

---

[1] Après avoir rédigé cette note, nous trouvons que notre collègue J. L. Peters (Birds of the World, *4*, p. 235, 1940) était déjà arrivé à la même conclusion concernant les affinités de ce Martinet.

considère ces divergences comme étant de valeur générique, on peut se servir du nom d'*Aërornis* W. Bertoni [1]. Comparé à l'espèce type, l'Oiseau mexicain est aisément reconnaissable à sa taille beaucoup plus grande, au collier blanc sur la nuque, et à sa coloration générale beaucoup plus foncée.

A. semicollaris est une des grandes raretés de la faune mexicaine. Comme on sait, il fut découvert à l'occasion d'une excursion de M. H. DE SAUSSURE en compagnie du professeur F. SUMICHRAST, en 1856, aux environs de la ville de Mexico. Des trois exemplaires recueillis à San Joaquín, un fut cédé à feu P. L. SCLATER et se trouve actuellement au British Museum. Depuis, un autre échantillon fut pris à Irolo, dans l'état de Hidalgo [2], et un cinquième, provenant de Jesus Maria, état de Chihuahua, a été plus récemment signalé par VAN ROSSEM [3]. Rien n'est connu sur la nidification de ce Martinet.

Cependant, sa capture en juin dans le Chihuahua donne lieu de croire que c'est dans la région montagneuse du nord du Mexique que ses lieux de reproduction seront à rechercher. Aux environs de la ville de Mexico, il ne serait que de passage.

FORMICARIIDÉS.

Grallaria varia intercedens Berlepsch et Leverkühn.

Grallaria imperator Lafr. subsp. nov. *intercedens* Berlepsch et Leverkühn, Ornis, *6*, p. 27, 1890 — Bahia, Brésil.
N° 298/56. Mâle adulte. Bahia. — Aile, 120; queue, 47 mm.

Un échantillon de cette forme peu connue a été étudié par nous au British Museum. Les deux se distinguent de la race du Brésil méridional, *G. v. imperator*, par les ailes et la queue sensiblement plus courtes, ainsi que par les parties inférieures moins foncées, leur teinte générale étant crème vif plutôt qu'ocracée. A l'encontre de ce que nous avons cru pouvoir constater dans un travail antérieur (Field Mus. Nat. Hist., Zool., *13*, part 3, p. 340, 1924), les macules foncées du dessous du corps sont moins nettement prononcées que

[1] Anal. Cient. Parag., *1*, n° 1, p. 66, Jan., 1901 — type, *Aërornis niveifrons* Bertoni = *Cypselus senex* Temminck.
[2] RIDGWAY. Bull. U. S. Nat. Mus., *50*, Part 5, p. 702, 1911.
[3] Bull. Mus. Comp. Zool., *77*, p. 438, 1934.

dans la grande forme du Sud. Les caractères du *G. v. intercedens* se trouvent donc réduits à une taille inférieure et à la coloration plus pâle en dessous.

Jusqu'à présent, cette race n'est connue, avec certitude, que de l'Etat de Bahia. Trois exemplaires avaient été mentionnés dans les collections publiques lors de la parution de notre catalogue. Depuis, un seul individu a été récolté par E. Kaempfer à Cajazeiras, Rio Grungogy (voy. Naumburg, Bull. Amer. Mus. N. H., *76*, p. 273, 1939). Celui du Musée de Genève est donc le cinquième spécimen que l'on connaisse.

Tyrannidés.

Cnemotriccus poecilurus venezuelanus Hellmayr, Field Mus. Nat. Hist., Zool., *13*, part 5, p. 226, 1927 — El Escorial, Mérida, Venezuela.

Un mâle adulte, nº 751/93, recueilli par S. Briceño Gabaldón, le 14 octobre 1904, à Nevados (alt. 3.000 m.), Cordillère de Mérida. Comme dans les trois autres échantillons que j'avais examinés auparavant, le vexille interne des rectrices est roux-ferrugineux, à l'exception d'une tache apicale très restreinte qui est, ainsi que la rectrice médiane tout entière, de couleur foncée. Le dessous du corps est ocracé, un peu plus vif aux sous-caudales et fortement teinté de grisâtre sur le devant du cou et sur les côtés de la poitrine antérieure. Ce spécimen tend donc à confirmer les caractères de la sous-espèce. Dimensions: aile, 71; queue, 60; bec, 13 mm.

Viréonidés.

Vireo flavifrons Vieillot.

Cet exemplaire, nº 715/5, mâle adulte, fut tué par S. Briceño Gabaldón, le 16 octobre 1904, à Escorial (alt. 3.000 m.), Cordillère de Mérida. Cette espèce, qui niche dans l'Amérique du Nord et passe l'hiver principalement au Mexique et dans l'Amérique centrale, n'a jamais été signalée au Venezuela bien qu'elle ait déjà été rencontrée en Colombie [1].

[1] Cf. Wyatt, *Ibis*, 1871, p. 324; Chapman, Bull. Amer. Mus. N. H., *36*, p. 540, 1917; Todd et Carriker, Ann. Carnegie Mus., *14*, p. 431, 1922.

Cœrébidés.

Chlorophanes spiza subtropicalis Todd.

Proc. Biol. Soc. Wash., *37*, p. 122, 1924 — La Cumbre, Valle, Andes occidentales, Colombie.

Mâle en plumage parfait, nº 714/96, qui fut récolté par S. Briceño Gabaldón, le 18 janvier 1906, à San Cristóbal (alt. 1.000 m.), Tachira; il vient donc ajouter cette forme colombienne à la faune du Venezuela. Bien que la bordure jaune de la mandibule supérieure soit moins évidente, et s'étende à peine au-delà de la moitié basale, la couleur franchement bleuâtre de notre échantillon ainsi que la gorge jaune d'une femelle, provenant de la même localité, que nous avons récemment vue, laissent peu de doute à notre détermination. Dans notre catalogue (Field Mus. Nat. Hist., Zool., *18*, part 8, p. 246, 1935), nous avons déjà expliqué que l'aire de dispersion de cette forme serait probablement plus étendue qu'on ne l'avait pensé, sa présence dans la partie avoisinante du Venezuela n'a donc rien d'étonnant. Rappelons enfin qu'aucun représentant du groupe n'est signalé dans la région de Mérida, tandis que la zone côtière (Carabobo, Caracas, etc.), ainsi que toute la partie orientale du Venezuela, sont occupées par la forme type, *C. spiza spiza* (Linnaeus).

Dimensions (mâle adulte): aile, 72; queue, 19; bec, 13 mm.

Mniotiltidés.

Geothlypis speciosa Sclater.

Proc. Zool. Soc. Lond., *26*, p. 447, 1858 — Mexique.

Cette espèce, bien caractérisée, dans le sexe masculin, par son bec très effilé, à mandibule inférieure noirâtre, par la grande étendue de la calotte noire et la zone nettement tranchée d'un fauve roussâtre foncé occupant les côtés de la poitrine et de l'abdomen, a été établie sur quelques spécimens provenant des chasses de M. de Saussure au Mexique. L'échantillon du Musée de Genève (nº 755/94), un mâle adulte en plumage très frais, fut tué, en 1857, par F. Sumichrast, compagnon de voyage de Saussure, au bord du

lac de Chalco, à vingt kilomètres au sud-est de la ville de Mexico, dans l'Etat du même nom. L'une de ses étiquettes est marquée de la main de Sclater « *Geothlypis* — [1] Sclater » et porte, en outre, une note de l'écriture de Saussure précisant que c'est l'espèce tout récemment décrite par l'auteur anglais. C'est donc un cotype de *G. speciosa.* Il nous permet de déterminer de façon précise que sa localité type est bien le lac de Chalco, et non pas Orizaba, comme nous l'avions présumé [2].

Les plumes dorsales de notre Oiseau ne montrent pas trace des bordures brun grisâtre que nous avons remarquées dans celui du Field Museum, c'est sans doute une différence de saison.

Ce Bec-fin est une des grandes raretés de la faune mexicaine. Depuis sa découverte, il n'a été signalé que deux fois. Sumichrast [3] y rapportait une espèce habitant la région alpine des montagnes d'Orizaba, Vera Cruz, qu'il avait vue dans la Collection Botteri. Le Field Museum de Chicago en possède un mâle adulte récolté par W. W. Brown à San Mateo, ville située dans l'Etat de Puebla. L'espèce paraît donc être répandue dans le plateau central du Mexique. Rien n'est connu ni sur ses mœurs ni sur sa nidification.

Les dimensions de notre individu sont les suivantes: aile, 58; queue, 57; bec, 12 mm.

Ictéridés.

Dives dives dives (Lichtenstein).

Quiscalus sumichrasti Saussure, Rev. Mag. Zool., (2), *11*, p. 119, pl. 3, fig. 2-4, 1859 — Mexique.

Deux échantillons, numérotés 522/58 et 522/59, femelle et mâle adultes, sont les cotypes de *Q. sumichrasti.* Alors que le mâle ne porte pas d'indication précise sur le lieu de capture, la femelle provient d'Uvero, dans l'Etat de Vera Cruz. C'est donc ce dernier endroit qu'on doit regarder comme localité-type.

Dimensions des échantillons:

Mâle: aile, 130; queue, 120; bec, 29 mm.

Femelle: aile, 115; queue, 108; bec, 26 mm.

---

[1] Le nom spécifique (inédit) diffère de celui ultérieurement adopté par Sclater dans sa publication.

[2] Field Mus. Nat. Hist., Zool., *13*, part 8, p. 442, 1935.

[3] Mem. Bost. Soc. N. H., *1*, p. 546, 1869.

Fringillidés.

Sicalis citrina browni Bangs.

Sicalis browni Bangs, Proc. Biol. Soc. Wash., *12*, p. 139, 1898 — Santa Marta Mts., Colombie.

Un mâle adulte fut recueilli par S. Briceño Gabaldón, le 17 avril 1907, à Escorial (alt. 2.500 m.), dans la Cordillère de Mérida (nº 715/47). Il est de coloration typique: le piléum jaune cire assez mat; le dos vert sombre tacheté de brun foncé; le bas du dos vert jaunâtre; les couvertures supérieures des ailes largement bordées de vert jaunâtre; le bord interne des rémiges sans aucune trace de jaune, étant à peine liséré de blanc grisâtre; la dernière rectrice et la pénultième traversées, sur toute la largeur du vexille interne, par une large bande oblique blanche. Aile: 65; queue, 39 mm.

Cette race septentrionale, qui ne se distingue de la forme type, du Brésil et de l'Argentine, que par sa taille inférieure (cf. Hellmayr, Field Mus. Nat. Hist., Zool., 13, part 11, p. 308, 1938) [1] n'a pas encore été signalée dans la région de Mérida, bien qu'elle fût déjà connue dans d'autres parties du Venezuela (Cotiza, Caracas; La Cumbre de Valencia, Carabobo; monts de Duida et de Roraima).

---

[1] Chapman (Bull. Amer. Mus. N. H., *63*, p. 120, 1931) est d'avis qu'il n'y a même pas lieu de la maintenir.

Tome 49, nº 25. — Décembre 1942.

Résultats de la Mission scientifique suisse en Angola (2me voyage) 1932-1933.

Coléoptères Lamellicornes d'Angola : *Dynastinae*

par

P. BECK

Avec 1 figure dans le texte.

Parmi l'abondant matériel entomologique ramené d'Angola par M. le Dr Monard en 1932-1933, figuraient quelques Dynastides dont il a bien voulu me confier l'étude. Des circonstances indépendantes de ma volonté ont fait que cette année seulement j'ai pu achever ce travail.

Les échantillons recueillis peuvent se répartir en huit espèces: sept appartenant à la tribu des *Oryctini*, une à celle des *Phileurini*. Aucune d'entre elles n'avait encore été signalée d'Angola, une est même nouvelle pour la science. La mission suisse a donc apporté une très intéressante contribution à nos connaissances sur la faune de *Dynastinae* de la grande colonie portugaise. A la fin de l'étude du matériel du Dr Monard, je donnerai une liste des autres Insectes de cette famille connus d'Angola et non récoltés par lui. Cette note comprendra donc un catalogue des espèces de *Dynastinae* actuellement connues d'Angola.

Etude du matériel ramené par la mission suisse.

A. **Oryctini.**

1. *Heteronychus impudens* Jack (?).

L'unique exemplaire d'*Heteronychus* récolté par le Dr Monard se rapproche beaucoup par ses caractères extérieurs (taille, tête

impressionnée au milieu, aspect de la carène clypéale) de cette espèce jusqu'à présent signalée d'Abyssinie seulement. Cependant, l'impossibilité d'une étude des pièces copulatrices ne me permet pas d'être affirmatif quant à cette détermination.

1 ex.: Kuvangu — mars 1933 —, contrée boisée à sol latéritique, forêts xérophiles, pluies abondantes (octobre-novembre à mars-avril), saison sèche très marquée, altitude: 1.500 mètres environ.

2. *Pycnoschema corydon* Oliv.

Espèce très abondante en Afrique du Sud (Le Cap, Natal, Rhodésie).

5 ex.: 3 ♂, 2 ♀. Mukoti — mai 1932 —, région montagneuse à sol latéritique ou sableux, située entre la vallée du Kuvangu et celle du Kunéné.

3. *Pycnoschema corpulenta* Pering.

Espèce décrite de Rhodésie du Sud.

5 ex.: 2 ♂, 3 ♀. Localités: *a*) Ganda — octobre 1932 —, contrée boisée montagneuse, bien arrosée, altitude: 1.300 mètres environ, 1 ♀.

b) Ebanga — novembre —, région analogue à la précédente dont elle est distante de trente kilomètres, 1 ♀.

c) Kuvangu, 2 ♂, 1 ♀.

4. *Cyphonistes glabricollis* Burm. = *fissicollis* Fairm.

Espèce d'Afrique occidentale depuis la Sierra Leone jusqu'au Congo.

4 ex. Localités: *a*) Chimporo — novembre 1928 —, contrée forestière de type xérophile, altitude: 1.200 mètres. 2 ex.

b) Kubango = Kuvangu — décembre 1928 —, 1 ex.

c) Lunda — septembre 1932 —, pays boisé, bien arrosé, sol sablonneux, altitude: 1.100-1.200 mètres. 1 ex.

5. *Cyphonistes vallatus* Wied.

Espèce citée par Arrow uniquement d'Afrique du Sud (Le Cap, Natal, Transvaal, Rhodésie, Nyassaland), mais qui se rencontre également en Afrique orientale: j'ai dans ma collection, en effet, deux exemplaires provenant l'un d'Afrique-Orientale allemande, l'autre du mont Rogoro à Zanzibar.

1 ex.: Bailundu — octobre 1932 —, localité située dans la région montagneuse, chaude et humide du Bimbi.

6. *Oryctes boas* F.

Espèce très banale répandue dans toute l'Afrique au sud d'une ligne allant du Sénégal à l'Erythrée et à Madagascar.

8. ex.: 6 ♂, 2 ♀. Localités: *a*) Ebanga — novembre 1932 —, 1 ♀.

b) Kalukembé — décembre 1932 —, région de hauts plateaux forestiers bien arrosés, altitude 1.700 mètres. 1 ♂.

c) Kuvangu — mai 1932 —, 4 ♂, 2 ♀.

7. *Oryctes monardi* nov. sp.

Large et massif. Dessus brillant châtain foncé, un peu éclairci aux angles postérieurs du pronotum. Dessous plus clair, très brillant.

Tête grossièrement ponctuée, corne céphalique du ♂ obtusément arrondie au sommet, aplatie dans le sens antéro-postérieur, clypeus tronqué et relevé.

Pronotum ♂ excavé. Rebord postérieur de l'excavation échancré en son milieu, de chaque côté de cette échancrure, une petite dent peu marquée. Région médiane de la partie postérieure du pronotum plus finement ponctuée que le reste.

Fig. 1. — *Oryctes monardi* n. sp. Type ♂.
A. Longueur réelle: 32 mm. ; B. Paramères, vues de dessus; C. Paramères, vues de profil.

Elytres presque parallèles, irrégulièrement ponctués, avec quelques fines stries plus ou moins effacées.

Tibias antérieurs tridentés. Tibias intermédiaires bidentés à l'extrémité. Tibias postérieurs tridentés à l'extrémité.

Type: ♂ récolté à Lunda — septembre 1932 — (ma coll.), long. 32 mm., larg. 16,5 mm. (fig. 1). Les paramères de cet exemplaire sont représentés sur les figures 2 et 3.

Allotype: ♀ inconnue.

Paratypes: 10 ♂, tous provenant de Lunda — septembre 1932 — (ma coll., coll. Musée de La Chaux-de-Fonds).

Cette espèce nouvelle, que je dédie à M. le Dr Monard, doit être, à cause de la présence de trois dents seulement à ses tibias antérieurs, placée dans le premier groupe de Lacordaire. Il est intéressant de faire remarquer que ce groupe comprenait jusqu'à présent comme formes africaines uniquement des espèces malgaches (*O. simiar*, *pyrrhus*, *Ranavalo*, etc...). Les petits individus d'*Oryctes simiar* ont quelque ressemblance avec les *O. monardi* mais sont plus allongés, ont les tibias intermédiaires tridentés à l'extrémité et des paramères de forme différente.

B. **Phileurini.**

1. *Pseudosyrichtus clathratus* Gerst.

Espèce d'Afrique orientale et de Rhodésie mais que la mission Lepesme-Paulian-Villiers a retrouvée au Cameroun (P. Beck, Bull. Soc. Ent. de Fr., XLVI).

1 ex.: Ebanga — novembre 1932. J'ai déjà dans une note antérieure signalé cet exemplaire (P. Beck, loc. cit.).

Autres espèces nouvelles pour la faune d'Angola.

Outre les espèces ramenées par la mission Monard, qui viennent d'être énumérées, je puis ajouter à la faune de *Dynastinae* d'Angola deux espèces d'*Oryctini* non encore, à ma connaissance, signalées de cette région. Ce sont:

1. *Pseudocyphonistes corniculatus* Burm.

Espèce d'Afrique australe. 1 ex. portant l'indication: Congo portugais (ma coll.).

2. *Cyphonistes tuberculifrons* Qued. = *rufocastaneus* Fairm.

Espèce d'Afrique occidentale (de la Sierra Leone au Congo français) et d'Afrique orientale. 1 ex.: Congo portugais (ma coll.).

Liste des espèces de *Dynastinae* actuellement connues d'Angola.

Cette liste comprend les espèces signalées dans cette note plus toutes celles précédemment connues d'Angola et citées dans le *Catalogus* de Arrow:

A. *Oryctini.*

28 espèces:
Prionoryctes capreolus Qued. (A),
Pseudocyphonistes corniculatus Burm. (PB),
Heteroligus geotrupinus Qued. (A),
Alissonotum camerunus Kolbe (A),
Heteronychus angolensis Jack (A),
H. costatus Lansberge (A),
H. impudens Jack (?) (M),
H. inops Pering. (A),
H. memmonius Kolbe (A),
H. puerilis Kolbe (A),
H. tenuestriatus Fairm. (A),
Pycnoschema corydon Oliv. (M),
P. corpulenta Pering. (M),
P. nigrum Arrow (A),
P. politum Arrow (A),
P. simplicicolle Kolbe (A),
P. subulatum Qued. (A),
P. suillum Kolbe (A),
Cyphonistes arrowi Prell (A),
C. glabricollis Burm. (M),
C. tuberculifrons Qued. (PB),
C. vallatus Wied. (M),
Oryctes boas F. (M),
O. capucinus Arrow (A),
O. monardi nov. sp. (M),
O. monoceros Oliv. (A),
O. pechueli Kolbe (A),
Xenodorus janus F. (A).

B. *Phileurini.*

2 espèces: *Prosphileurus liberianus* Dohrn = *poggei* Harold (A), *Pseudosyrichtus clathratus* Gerst. (M).

Dans cette liste: A = espèces citées dans Arrow; M = espèces récoltées par le Dr Monard; PB = espèces de ma collection non encore citées d'Angola.

Remarques et conclusions.

Parmi les espèces figurant dans cette liste les unes sont endémiques, les autres se rencontrent dans d'autres régions du continent africain. On peut les répartir de la manière suivante:

1. Endémiques: 14: *Prionoryctes capreolus*, *Heteroligus geotrupinus*, *Heteronychus angolensis*, *H. costatus*, *H. memmonius*, *H. puerilis*,

Pycnoschema nigrum, *P. politum*, *P. simplicicolle*, *P. subulatum*, *P. suillum*, *Cyphonistes arrowi*, *Oryctes capucinus*, *O. monardi.*

2. Espèces d'Afrique du Sud: 4: *Heteronychus inops*, *Pseudocyphonistes corniculatus*, *Pycnoschema corpulenta*, *P. corydon.*

3. Espèces d'Afrique du Sud et d'Afrique orientale: 2: *Heteronychus tenuestriatus*, *Cyphonistes vallatus.*

4. Espèce d'Afrique du Sud et d'Afrique occidentale: 1: *Xenodorus janus.*

5. Espèce d'Afrique du Sud, d'Afrique occidentale et d'Afrique orientale: 1: *Pseudosyrichtus clathratus.*

6. Espèces d'Afrique orientale et d'Afrique occidentale: 2: *Prosphileurus liberianus*, *Cyphonistes tuberculifrons.*

7. Espèces d'Afrique occidentale: 3: *Alissonotum camerunus*, *Oryctes pechueli* (Var. *minor* d'*erebus* d'après Bertin), *Cyphonistes glabricollis.*

8. Espèce d'Afrique orientale: 1: *Heteronychus impudens* (?).

9. Espèces panafricaines: 2: *Oryctes boas*, *O. monoceros* (remonte moins vers le nord que l'espèce précédente, ne dépasse pas le Nigeria, n'est pas exclusivement africain: on le rencontre en Arabie).

Ce qui frappe, dès l'abord, dans ce tableau de répartition, c'est le nombre très élevé des endémiques: 14 sur 30, soit 46,6 %. Ce caractère d'endémicité marquée se retrouve pour d'autres groupes, c'est ainsi que 20 % des Coprophages de cette région lui sont spéciaux (R. Paulian). Cependant, il y a lieu de faire remarquer qu'il est possible que plusieurs de ces Dynastides ne soient pas de vrais endémiques. Leur rareté relative et surtout leurs mœurs nocturnes et humicoles font que les captures des insectes de cette famille sont peu fréquentes. Par suite, il n'est pas invraisemblable que quelques-uns soient réputés spéciaux à l'Angola tout simplement parce que bien qu'existant dans d'autres régions africaines, ils y ont jusqu'à présent échappé aux investigations des entomologistes.

Pour cette même raison, les répartitions indiquées pour les formes non endémiques ne représentent, peut-être, qu'une partie des aires réelles de ces espèces. Cependant, malgré le caractère provisoire du tableau ci-dessus ont peut en tirer déjà quelques conclusions:

1° Les faunes de *Dynastinae* des régions occidentales et orientales tropicales d'Afrique sont très voisines: on trouve, en effet, en Angola six espèces vivant en Afrique orientale, dont trois sont d'ailleurs connues également d'autres régions occidentales. Des faits analogues ont déjà été signalés par Kolbe pour les Coprophages, par R. Paulian pour les Coprophages et les *Acanthocerini*, par moi-même pour deux espèces de *Pseudosyrichtus*. Il existe donc en Afrique une faune entomologique tropicale identique d'est en ouest. 2° L'Angola se trouve au point de rencontre de cette faune et de celle d'Afrique du Sud. Pour ce qui est des *Dynastinae* on peut y signaler trois espèces caractéristiques de la faune du Cap: *Pycnoschema corydon*, *P. corpulenta* et *Pseudocyphonistes corniculatus*.

Des conclusions plus précises ne pourront être obtenues que lorsque la faune de *Dynastinae* d'Afrique sera mieux connue.

BIBLIOGRAPHIE

1937. Arrow (G. J.). Trans. Ent. Soc. London, LXXXVI, p. 51.

1937. —— *Dynastinae* (Pars 156 du *Catalogus* de W. Junk). La Haye.

1941. Beck (Pierre). Bull. Soc. Ent. de France, XLVI, p. 132.

1920. Bertin. Bull. Mus. Paris, p. 130.

1847. Burmeister. Handbuch der Entomologie, tome V. Berlin.

1866. Gerstaecker. Arch. Naturg., XXXIII, I, p. 40.

1923. Jack (Rupert W.). Trans. Ent. Soc. London, p. 367.

1883. Kolbe. Berl. Ent. Zeitschr., XXVII, p. 21.

1856. Lacordaire. Genera des Coléoptères, tome III. Paris.

1937. Paulian (Renaud). Mem. e. Est. do Mes. Zool. da Univ. de Coimbra, série I, n° 105.

1901. Peringuey. Trans. S. Afr. Phil. Soc., XII, p. 548.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 49)

Juin 1942

Generalversammlung

der

Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Freiburg am 28. und 29. März 1942

im Zoologischen Institut.

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. J. KÄLIN

Samstag, den 28. März 1942

I. GESCHÄFTSSITZUNG

Beginn 16 Uhr. Anwesend 20 Mitglieder.

1. Bericht des Präsidenten, Prof. J. Kälin, über die Tätigkeit der Schweizerischen zoologischen Gesellschaft für die Periode 1941-1942.

a) *Sitzungen.*

Die Generalversammlung wurde am 5. und 6. April 1941 in Bern abgehalten unter dem Vorsitz von Prof. F. E. Lehmann. Über den erfolgreichen Verlauf der Tagung berichtete das Bulletin-Annexe der *Revue Suisse de Zoologie*, Bd. 48. Eine weitere Sitzung fand anlässlich der Jahresversammlung der S.N.G. am 7. September 1941 in Basel statt. Bei dieser Gelegenheit gaben wissenschaftliche Mitteilungen die Herren F. Baltzer, P. Gasche, R. Geigy, H. Hediger, F. E. Lehmann, H. Mislin, A. Pictet, E. Stauffer und G. Töndury. Nach einem für alle Zweiggesellschaften gültigen

Beschluss konnten nur mehr jene Referate in den „Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft" publiziert werden, deren Autoren Mitglieder der S.N.G. sind.

b) *Subventionen.*

Wiederum haben wir es vor allem der Umsicht des Zentralvorstandes der S.N.G. zu verdanken, dass uns auch für das Jahr 1942 die Bundessubvention von 2500 Franken belassen wurde. Der Jahresvorstand dankt bei dieser Gelegenheit dem Zentralvorstand für seine Mühewaltung sowie dem Eidgenössischen Departement des Innern für sein Entgegenkommen. Diese Subvention des einzigen schweizerischen Publikationsorganes für Zoologie ist umso notwendiger, als die Druckkosten ständig zunehmen, das Publikationsbedürfnis mit der anhaltenden Stockung der internationalen Beziehungen voraussichtlich noch grösser wird und ein namhafter Teil der Publikationskosten von den Autoren zu tragen ist.

c) *„Revue Suisse de Zoologie"*.

Der im Jahre 1941 erschienene Band unserer Zeitschrift ist 895 Seiten stark und enthält 23 Arbeiten mit 11 Tafeln, 449 Abbildungen, 31 Tabellen im Text und 1 Karte. In der Vielseitigkeit seiner wissenschaftlichen Ergebnisse dokumentiert das Organ die Bedeutung des schweizerischen Kultur- und Geisteslebens auch auf dem Gebiete der Zoologie.

d) *Arbeitsplätze an den Zoologischen Stationen Neapel und Roscoff.*

In Anbetracht der erschwerten internationalen Beziehungen war es im Berichtsjahr nicht möglich, die Arbeitsplätze von Neapel und Roscoff aufzusuchen. Von Roscoff konnte trotz aller Bemühungen keine Nachricht erhalten werden. Prof. Dohrn, der Leiter der Zoologischen Station in Neapel, hat sich in verdankenswerter Weise bereit erklärt, vorläufig für die Jahre 1941 und 1942 den Zoologischen Instituten der schweizerischen Universitäten sowie der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich Kursmaterial bis zum Betrage von je 100 Franken ohne Anrechnung zuzustellen (Verrechnung entsprechend Clearingkurs). Die Lösung hat für beide Seiten Vorteile. Für die Station liegt der Vorteil darin, dass die Beteiligung der Schweiz an diesem internationalen Unternehmen gesichert ist. Uns aber wird die Wiederaufnahme der Arbeit am

Meere sichergestellt, sobald die politischen Verhältnisse dies wieder zulassen.

e) *Zoologische Erforschung des Nationalparkes.*

Im vergangenen Jahre waren die Herren Prof. Dr. J. U. Duerst, Prof. Dr. E. Handschin, Ad. Nadig, Dr. A. Pictet und Dr. H. Thomann im Parke tätig. Prof. Duerst berichtete über seine Sektionsbefunde an Tierkadavern. Prof. Handschin sammelte im Müschauns, auf Piz Murtèr und im Val Föglia. Ausserdem besuchte er verschiedene Kontrollstellen. Dr. Stöckli untersuchte die ihm aus dem Park eingesandten Bodenproben aus den Profilen am Plan del Posa und God del Fuorn auf Bodentiere. Dominierend sind darin die Acarinen; dann folgen die Nematoden, Collembolen und Tardigraden. Alle anderen Gruppen treten stark in den Hintergrund. Auffallend ist das relativ konstante Auftreten der Proturen. Dr. A. Pictet, dessen Studie über die Lepidopteren des Parkes im Drucke ist, konstatierte eine erfreuliche neue Zunahme im Auftreten der Arten bei der Mischfauna zwischen Engadin und Münstertal. Dr. H. Thomann sammelte Kleinschmetterlinge bei Zernez und im Val Cluozza.

f) *Mitglieder.*

Am 5. Juli ehrte die Universität Neuenburg den zurücktretenden Ordinarius für Zoologie und vergleichende Anatomie, Prof. Otto Fuhrmann, mit einer akademischen Feier. Bei dieser Gelegenheit überbrachte der Jahrespräsident dem Jubilaren die Glückwünsche der Gesellschaft sowie ihren Dank für seine grossen Verdienste um die Zoologische Forschung in der Schweiz und das Gedeihen unserer Vereinigung, der er des öftern als Präsident vorgestanden.

Zwei Mitglieder sind uns durch den Tod entrissen worden. Mit Hans Georg Stehlin haben wir am 19. November 1941 ein Mitglied verloren, dessen ausserordentliche wissenschaftliche Verdienste namentlich um die Palaeontologie der Säugetiere allgemein bekannt sind. Seit Abschluss seiner Dissertation unter Ludwig Rütimeyer über die postfetalen Veränderungen am Schädel der Wiederkäuer vertiefte sich der Verstorbene immer mehr in die Bearbeitung der fossilen Ungulaten. Indem er neben der Äufnung des fossilen Materiales auch eine entsprechende vergleichend-osteologische Sammlung aufbaute, schuf H. G. Stehlin alle Voraussetzungen

für seine fruchtbaren Untersuchungen zur Palaeontologie der europäischen Säugetiere. Von dem grundlegenden Werk über die eocaene Säugetierwelt der schweizerischen Bohnerzablagerungen strahlen zahlreiche andere Arbeiten aus, die durchwegs von einer seltenen Gründlichkeit und Gedankentiefe Zeugnis geben. Durch die Umsicht und Tatkraft H. G. Stehlins ist im Naturhistorischen Museum Basel ein einzigartiges Archiv über die Säugetiergeschichte Europas entstanden. Wer die Publikationstätigkeit der Schweizer Palaeontologen überblickt, weiss, dass die „Schweizerischen palaeontologischen Abhandlungen" sich nur dank dem selbstlosen persönlichen Einsatz von H. G. Stehlin zu jenem führenden Organ entwickeln konnten, als das sie heute für die palaeontologische Forschung unseres Landes unerlässlich geworden sind.

Am 23. März 1942 entschlief Dr. Fritz Sarasin, Basel, in Lugano. Zusammen mit seinem Vetter Paul Sarasin hatte er sich zunächst zoologischen, später aber vor allem anthropologischen und ethnographischen Forschungen zugewendet. Die zoologische Tätigkeit des Verstorbenen betrifft vor allem die Morphologie und Systematik sowie die Tiergeographie. Besonders fruchtbar waren seine ausgedehnten Reisen nach Ceylon, Celebes und Neukaledonien. Von den Ergebnissen dieser und anderer Forschungsreisen zeugen umfangreiche Publikationen sowie die Sammlungen der Basler Museen (Museum für Völkerkunde und Naturhistorisches Museum). Durch seine charaktervolle, harmonische Persönlichkeit und den unbeugsamen Arbeitswillen, mit dem er sich zeitlebens der Wissenschaft gewidmet hat, bleibt Fritz Sarasin allen die ihn gekannt haben ein leuchtendes Vorbild.

2. Kassabericht.

In Abwesenheit des Zentralsekretärs wird der Kassabericht vom Jahrespräsidenten verlesen.

Einnahmen:

Saldo 1940	Fr.	1 135.43
Mitgliederbeiträge	»	939.19
Kapitalzinsen	»	227.60
Bundessubvention	»	2 500.—
Total der Einnahmen	Fr.	4 802.22

Ausgaben:

Allgemeine Unkosten	Fr.	139.98
Überweisung auf Sparheft S.B.S.	»	100.—
Bewilligte Subventionen	»	900.—
Bundessubvention, überwiesen an die *Revue Suisse de Zoologie*	»	2 500.—
Saldo auf neue Rechnung	»	1 162.24
Total der Ausgaben	Fr.	4 802.22

Vermögen auf 1. Dezember 1941:

Fr. 4000.— Oblig. Ville de Genève 1937	Fr.	3 940.—
3 feuilles coupons 3% Ch. f. lombards	»	—
10 Oblig. Danube-Save-Adriatique	»	90.—
Forderung gegen Banque d'Escompte Suisse in Liquidation	»	80.—
Sparheft S.B.S.	»	1 392.—
Total	Fr.	5 502.—

Der Bericht der Rechnungsrevisoren, J. de Beaumont und P. Bovey, wird verlesen. Die Versammlung genehmigt den Bericht und die Rechnung 1941 unter bester Verdankung der vom Zentralsekretär und den Revisoren geleisteten Dienste.

3. Subventionen und Budget.

Für 1942 werden vom Zentralsekretär R. de Lessert folgende Posten vorgeschlagen und von der Versammlung einstimmig bewilligt:

Allgemeine Unkosten	Fr.	162.24
Separatabzüge *Revue Suisse de Zoologie* .	»	150.—
Ornithologische Station Sempach . . .	»	150.—
Revue Suisse de Zoologie	»	600.—
Sparheft S.B.S.	»	100.—
Total	Fr.	1 162.24

4. Neue Mitglieder.

Es werden folgende neuen Mitglieder zur Aufnahme vorgeschlagen und einstimmig in die Gesellschaft aufgenommen:

Frl. Dr. phil. L. Schmidt-Ehrenberg, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Herr H. Gloor, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
Herr M. Reiff, Florastrasse 1, Zürich.
Herr cand. phil. A. Schifferli, Sempach.

5. Wahl des Jahresvorstandes 1942/43.

Die Generalversammlung wird nächstes Jahr in Genf stattfinden. Der Jahresvorstand 1942/43 wird folgendermassen bestimmt:

Dr P. Revilliod, Präsident,
Prof. Dr. E. Guyenot, Vizepräsident,
Dr. J. L. Perrot, Sekretär.

Herr R. de Lessert wird mit Akklamation als Zentralsekretär bestätigt.

6. Wahl der Rechnungsrevisoren.

Die bisherigen Rechnungsrevisoren, die Herren J. de Beaumont und P. Bovey, Lausanne, werden in ihrem Amte bestätigt.

7. Mitteilung über die zwischen den Vertretern des Redaktionskomites der « Revue Suisse de Zoologie » und den Zoologiedozenten stattgefundene Aussprache vom 8. September 1941 in Basel.

An der Jahresversammlung in Bern wurde die Frage aufgeworfen, ob angesichts der allgemeinen Papierverknappung und in Rücksicht auf die immer mehr belasteten Autoren nicht eine Herabsetzung der Publikationskosten und gleichzeitig eine gewisse Reduktion des relativen Druckvolumens möglich wäre. Die Frage ist in Basel durch eine freie Aussprache von Dozenten und den Vertretern des Redaktionskomites (Dr. P. Revilliod und Dr. J.

Carl) behandelt worden. Um das angedeutete Ziel zu erreichen, wurde im Speziellen empfohlen: nach Möglichkeit die Zwischenräume am Ende und innerhalb der einzelnen Publikationen auszufüllen, für methodische, historische und protokollarische Angaben Kleindruck zu verwenden, sowie zum Teil eine weitergehende Verkleinerung und event. sogar „Rationierung" der Abbildungen durchzuführen. Herr Dr. Revilliod hat die erwähnten Vorschläge inzwischen geprüft und, soweit sie ihm durchführbar erscheinen, bereits in Anwendung gebracht. Ausserdem verfasste er eine in Basel angeregte Wegleitung zu Handen der Autoren. Sie ist den Mitgliedern unserer Gesellschaft zugestellt worden.

I. WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

Beginn 17 Uhr 15. Anwesend ca. 60 Personen.

Vortrag mit anschliessender Diskussion: Prof. Dr. A. Portmann, Basel: *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.*

19 Uhr 45: Gemeinsames Dîner im Hotel „Suisse", den Mitgliedern dargeboten mit freundlicher Unterstützung der kantonalen Unterrichtsdirektion. Bei dieser Gelegenheit ergriffen das Wort: Herr Staatsrat Dr. J. Piller, Unterrichtsdirektor, Herr Prof. Dr. L. Weber, Rektor der Universität Freiburg, sowie der Jahrespräsident.

II. WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

Beginn 8 Uhr 15. Anwesend ca. 60 Personen (50 Mitglieder).

1. Mitteilungen.

F. E. Lehmann, Bern: *Über die Struktur des Amphibieneies.*

H. Steiner, Zürich: *Der Aufbau des Säugetier-Carpus und -Tarsus nach neueren embryologischen Untersuchungen.*

G. Töndury, Zürich: *Der Bauplan des fetalen Schädels.*

H. Mislin, Basel: *Beiträge zur Biologie der Fledermäuse.*

A. Stäuble, Freiburg: *Über den Brustschulterapparat sowie die hypaxonische Rumpfmuskulatur bei den Amblystomidae und den Hynobiidae.*

M. Lüscher, Basel: *Doppelbildungen nach Ultraviolett-Bestrahlung von Motteneiern (Tineola biselliella Hum.).*

10 Uhr 15—10 Uhr 45: Erfrischungspause. Demonstrationen.

E. Hadorn und H. Gloor, Zürich: *Die Auswirkung eines Letalfaktors (lgl) bei Drosophila melanogaster auf Wachstum und Differenzierung der Gonaden.*

Therese Leuenberger, Bern: *Das Verhalten der Farbzellen von Triton in Larven der Unke (Bombinator pachypus) bis zur Metamorphose.*

Kitty Ponse, Genève: *Sur la digamétie du Crapaud hermaphrodite.*

P. Strauss, Bern: *Vergleichende Beurteilung der Plazentation bei den Insektivoren.*

Anne-M. Du Bois, Genève: *Colloidopexie élective des cellules conjonctives de l'escargot.*

P. Steinmann, Aarau: *Zur Frage der Symmetrie bei eineiigen Drillingen.*

2. Demonstrationen.

R. Matthey, Lausanne: Présentation d'une cinèse spermatogoniale d'Alligator (*Alligator mississippiensis* Daud.). Le nombre de chromosomes est de 32, dont dix grands éléments atélomitiques en forme de V. Une note accompagnée de figures paraîtra en 1942 dans *Scientia genetica.*

F. Baltzer, Bern: Demonstration von Photographien von Pigmentierungsexperimenten an Axolotl nach Du Shane (1935): 1. Pigmentdefekte nach beidseitiger Exstirpation von Neuralleistenstücken. 2. Austausch von Ektodermbereichen zwischen Neurulen der schwarzen und weissen Axolotl-Rasse mit nachfolgenden entsprechenden Pigmentbereichen bezw. Pigmentdefekten.

A. Stäuble, Freiburg: Wachsplatten-Modell des Brustschulterapparates von *Hynobius peropus* Boul. in 50-facher Vergrösserung.

Schluss der Sitzung 13 Uhr.

Am gemeinsamen Mittagessen im Hotel „Terminus" nahmen etwa 60 Mitglieder und Gäste teil.

15 Uhr: Führung durch die Neubauten der Universität.

Der Jahresvorstand:

J. Kälin, *Präsident.* O. Büchi, *Vizepräsident.*
H. Güntert, *Sekretär.*

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

28 mars 1942

Président d'honneur :

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie :

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

*Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
André, E., Prof. Dr, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe (Vaud).
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.
*Binder, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Pierre qui roule, 9, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
Bluntschli, H., Prof. Dr, Anatomisches Institut der Universität, Bern.
*Bösiger, E., cand. phil., Hardstrasse 95, Basel.
*Bovet, D., Institut Pasteur, Paris.
Bovey, P., Dr, Entomologiste stat. féd. essais vit., Lausanne.
*Brocher, J.-E.-W., Dr, place Claparède 5, Genève.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.

Burckhardt, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
Carl, J., Dr, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Barlangkutató Intézete Kolozsvar (Hongrie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
*Coninx-Girardet, B., Frau Dr, Heuelstrasse 32, Zürich.
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St-Nicolas 6, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
*Dottrens, E., lic. sc., quai Ecole de Médecine, 6, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, avenue Rousseau 5, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, avenue de Cour, 63, Lausanne.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Imp. Institut of Entomol., British Museum, Cromwell Road, London S.W.7.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Castel Riant en Manfroi, Nyon (Vaud).
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
*Gasche, P., Dr, Gesellschaft für Chemische Industrie « Ciba », Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., cand. phil., Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*Gisin, H., cand. phil., Wettsteinallee 99, Basel.
*Gloor, H., Winterthurerstrasse 52, Zürich.
*Güntert, H., Dr, Institut Zoologique, Université, Fribourg.
Guyénot, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Hadorn, E., Prof. Dr phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Dr phil., Tierpark Dählhölzli, Bern.
*Hofmann, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*Huber, O., Dr, Hoheletten 20, Basel.
*Huber, W., cand. phil., Reiserstrasse 59, Olten.

*Hübscher, H., Neuhausen (Schaffhausen).
Hürzeler, J., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
*Jaquerod-Rivier, O., Dr Mme, Hauterive (Neuchâtel).
Kaelin, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., Dr, Kluserstrasse 2, Basel.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
Lehmann, F. E., Prof. Dr, Willadingweg 32, Bern.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
*Leuenberger, Therese, Frl., Pfarrhaus, Dürrenast-Thun.
Linder, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Lüscher, M., cand. phil., Zool. Anst. Universität, Basel.
Lutz, H., cand. phil., Zool. Inst. Universität, Zurich.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Mettetal, G., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Meyer-Holzapfel, M., Frau Dr, Reutigenweg 3, Muri, Bern.
Michel, F., Dr, Karl Kochstrasse 8, Thun.
Mislin, H., Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Murisier, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université. Lausanne.
Nadig, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., cand. phil., Splügenstrasse 10, Chur.
Naef, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
Neeracher, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.
*Neeser, J., Mlle, avenue de Champel, 38, Genève.
*Neukomm, Serge, cand. med., Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
*Noll, H., Dr, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
*Nüesch, H., cand. rer. nat., Zool. Institut der landwirtsch. Abt. der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.
*Ochsé, W., cand. phil., Zoolog. Anst. Universität, Basel.
*Perrot, J.-L., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Perrot, M., Dr, Zoolog. Department Missouri University, Columbia (Miss.), U.S.A.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*Plattner, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.

*Ponse, Kitty, Mlle, Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
*Porte, O., Mlle, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
*Reiff, M., Florastrasse 1, Zürich.
*Reinhardt, Dr, Schienhutgasse 6, Zürich 1.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Roche (de), V., Dr, Frutigstrasse 32, Thun.
Rosin, S., cand. phil., Zool. Institut Universität, Bern.
*Sandreuter, Frl. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
*Schäffer, Käthe, Frl. Dr, Zoologisches Institut E.T.H., Zürich.
Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
Schenkel, E., D , Lenzgasse 24, Basel.
Schifferli, A., cand. phil., Sempach.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schmelz, O., médecin-dentiste, rue Leopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*Schmid, H., Dr med., Biel.
*Schmidt-Ehrenberg, L., Fräul. Dr, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr. Entomolog. Institut der Eidgen Techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H., Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
*Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
*Stauffer, Erwin, Gymnasiallehrer, Schweizersbodenweg 15, Biel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
Steiner, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*Stoll, Eva, Frl., Dr, Weinplatz 3, Zürich 1.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
*Stoutz (de), Huguette, Mlle, Laborat. de Zoologie, Université, Genève.
*Sutter, E., cand. phil., Lenzgasse 6, Basel.
*Szepsenwol, Dr J., Istituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Rep. Argentina.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.

*Töndury, G., Prof. Dr, Anatomisches Institut, Universität, Gloriastrasse 19, Zürich.
*Ulrich, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
Vallette, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
Vonwiller, P., Dr, route de Chêne, 45, Genève.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Wenkenhaldenweg 5, Riehen/Basel.
Weber, H., Dr, Signalstrasse 47, Rorschach.
Weber, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
*Wendnagel, A., Direktor des Zoolog. Gartens, Basel.
Werder, O., Dr, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
Wettstein, E., Prof. Dr, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*Wiesmann, R., Dr, Versuchsanst. für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
Wildhaber, M., pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
Woker, Hanspeter, cand. phil., Falkenhöheweg 19, Bern.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*Zinkernagel, R., Dr, Peter Rotstrasse 100, Basel.
*Zurbuchen, K., Frl., Dr, Zoologisches Institut der E.T.H., Zürich.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr Roger de Lessert, Buchillon, Vaud.

Tome 49. Fascicule 1 (Nos 1-5) Février 1942.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—

1942

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 49. En cours de publication.

Pages

Tome 49. Fascicule 2 (Nos 6-17) Juillet 1942.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue à Fribourg, les 28 et 29 mars 1942

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1942

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 49. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 49. Fascicule 3 (Nos 18-21) Septembre 1942.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—

1942

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 49. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 49. Fascicule 4 (Nos 22-25) Décembre 1942.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1942

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 49. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

PRINTED IN SWITZERLAND

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

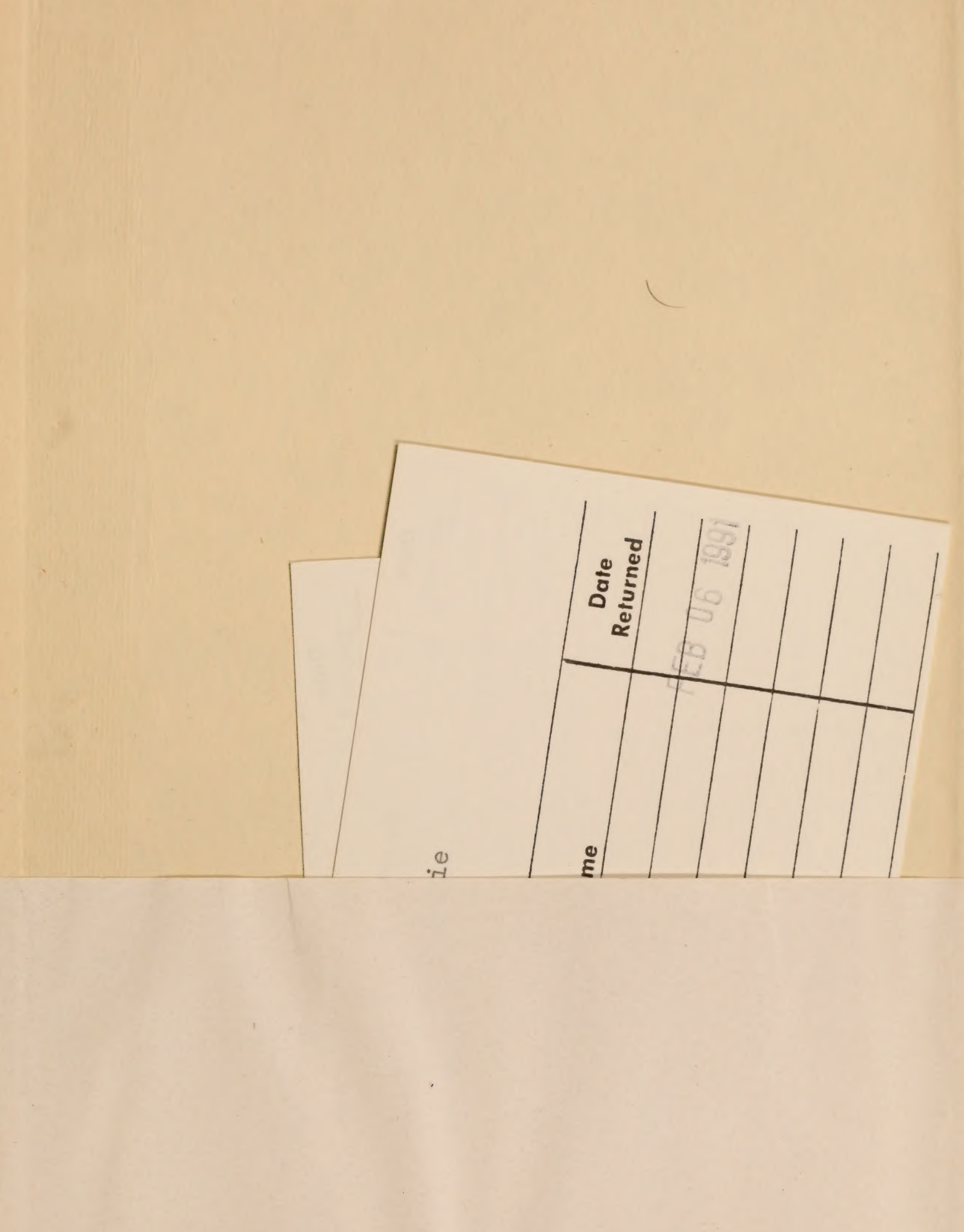
MAURICE BEDOT

TOME 49

Avec 5 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1942


Date
Returned
FEB 06 1991



AMNH LIBRARY
100038558